
UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 00847792 9

ORGANOGRAPHIE

DER

PFLANZEN

INSBESONDERE DER

ARCHEGONIATEN UND SAMENPFLANZEN.

VON

DR. K. GOEBEL,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN.

MIT 539 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1898—1901.

ORGANOGRAPHIE

DER

PFLANZEN

INSBESONDERE DER

ARCHEGONIATEN UND SAMENPFLANZEN.

VON

DR. K. GOEBEL,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN.

ZWEITER TEIL.

SPECIELLE ORGANOGRAPHIE.

1. Heft: Bryophyten
2. HEFT: PTERIDOPHYTEN UND SAMENPFLANZEN.

ERSTER TEIL.

MIT 173 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1900.

Bot.
G

ORGANOGRAPHIE

DER

PFLANZEN

INSBESONDERE DER

ARCHEGONIATEN UND SAMENPFLANZEN.

VON

DR. K. GOEBEL,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN.

ZWEITER TEIL.

SPECIELLE ORGANOGRAPHIE.

2. HEFT: PTERIDOPHYTEN UND SAMENPFLANZEN.

ZWEITER TEIL. (SCHLUSS DES GANZEN.)

MIT 107 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1901.

Vorwort zum speciellen Teile.

Die Ziele des speciellen Teiles dieses Buches ergeben sich aus der Einleitung. Dafs die Bryophyten eine etwas ausführlichere Darstellung erfahren haben, rechtfertigt sich namentlich dadurch, dafs sie einerseits ein ausgezeichnetes, überall leicht zugängliches und leicht zu kultivierendes Material für die experimentelle Organographie darbieten, und dafs sie andererseits (namentlich der als „Lebermoose“ zusammengefafste Komplex) besonders deutlich zeigen, wie, von einfachen Formen ausgehend, nach verschiedenen Richtungen hin die Gestaltung zu höherer Ausbildung fortgeschritten ist. Die bisherigen Darstellungen[1]) dieser Pflanzen sind fast ausschliefslich von rein formalen Gesichtspunkten ausgegangen; sie stehen in dieser Beziehung zurück gegen die Naturauffassung des grofsen Bryologen des vorigen Jahrhunderts, HEDWIG[2]), die noch nicht durch die (in Worten bestehenden) Scheuklappen „Morphologie“ und „Physiologie“ eingeengt war. Wie unvollständig unsere Kenntnisse der Lebenserscheinungen sind, tritt auch bei dieser Gruppe überall auffallend hervor. Eine zusammenfassende Darstellung zu geben ist, gegenüber der Ausführung von Einzeluntersuchungen, stets eine entsagungsreiche Aufgabe. Ich hoffe, dafs man die manche neue Untersuchungsresultate[3]) und Auffassungen bringenden folgenden Ausführungen einerseits wenigstens nicht — um mit HEDWIG zu reden — als eine „crambe bicocta“ bezeichnen kann, und dafs sie andererseits Anlafs zu neuen Untersuchungen geben mögen.

Zur Vermeidung von Mifsverständnissen sei erwähnt, dafs teleologisch klingende Ausdrücke vielfach, aber nur der Kürze halber angewendet worden sind, meine Stellung zu der Anpassungsfrage habe ich an einem andern Orte[4]) kurz dargelegt. — Was die Nomenklatur anbelangt, so ist

---

[1]) Die vollständigste Darstellung (vom Standpunkt der Mikrotomtechnik aus), wertvoll namentlich durch eigene Untersuchungen des Verfassers, ist die von D. CAMPBELL, Mosses and ferns, London und New York 1895.

[2]) Man vergleiche z. B. die Vorrede zur „Descriptio et adumbratio micr.-analytica muscorum frondosorum“, wo er seiner teleologischen Naturanschauung warmen Ausdruck giebt. Wenn wir von der physikotheologischen Färbung absehen, so bleibt als thatsächlich übrig, dafs ihm eine Trennung von Gestalt und Funktion undenkbar erschien.

[3]) Für freundliche Unterstützung mit Untersuchungsmaterial möchte ich Herrn Dr. E. LEVIER in Florenz und Herrn F. STEPHANI in Leipzig auch hier bestens danken.

[4]) Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen, München 1898.

sie derzeit bei den Bryophyten in vollster Verwirrung. Dem gegenüber scheint mir ein konservativer Standpunkt geboten, zumal ich eine Umänderung von Namen, die lange im Gebrauch waren (und die in Werken von grundlegender Bedeutung, wie denen HOFMEISTERS und LEITGEBS, verwendet sind), lediglich auf Grund von verschimmelten „Prioritätsansprüchen" für einen abscheulichen Unfug halte, der seinen Höhepunkt glücklicherweise schon wieder überschritten zu haben scheint. —

Ambach, 31. Mai 1898.

K. Goebel.

Berichtigung.

Im ersten Teile, p. 94, mufs es bei der Figurenerklärung zu Fig. 62 (wie aus dem Text und Fig. 63 hervorgeht) statt „*a* Die verkümmerten, wie Nebenblätter aussehenden Blätter etc." heifsen: „*a* Die Nebenblätter der verkümmerten, auf der Oberseite stehenden Blätter etc."

Bei Fig. 129 und 130 ist versehentlich der Vermerk (Lehrb.) weggeblieben.

Auch im vorliegenden Teile habe ich von der freundlichen Erlaubnis, eine Anzahl Abbildungen aus dem STRASBURGER-NOLL-SCHENK-SCHIMPERSCHEN Lehrbuch und aus STRASBURGERS botan. Praktikum zu verwenden, Gebrauch gemacht. Die grofse Mehrzahl der Abbildungen aber sind Originale, für welche mir ein reiches Material zu Gebote stand.

Inhaltsübersicht des speciellen Teiles.

Specielle Organographie.

Einleitung. In dem allgemeinen Teile wurde versucht, an einigen Beispielen die allgemeinen Beziehungen der Organbildung zu schildern. Der specielle Teil hat die Aufgabe, diese bei den verschiedenen Gruppen eingehender zu verfolgen. Von diesen Gruppen mufsten aber notwendigerweise schon aus räumlichen Gründen nur wenige herausgegriffen werden, es sind die im Titel genannten.

Unter Archegoniaten verstehen wir dabei — in Übereinstimmung mit dem gewöhnlichen Sprachgebrauch — die Bryophyten und die Gefäfskryptogamen. Man könnte ihnen auch die Gymnospermen direkt anschliefsen, deren Beziehungen zu den heterosporen Gefäfskryptogamen seit der Entdeckung der Spermatozoïden bei Cycadeen — denen sich vielleicht noch andere anschliefsen werden — noch enger geworden sind. Indes wird die Zusammenfassung der einzelnen Gruppen, zwischen denen wirkliche Verbindungsglieder nicht bekannt sind, stets eine Frage der Zweckmäfsigkeit bleiben, und diese scheint mir derzeit für die Beibehaltung der Samenpflanzen zu sprechen, deren Hauptgruppen aber ebenso verschiedene Entwicklungsreihen umfassen, wie etwa die Gefäfskryptogamen oder die Bryophyten.

Wenn wir irgend eine der natürlichen Gruppen dieser Reihen in ihren verschiedenen Angehörigen vergleichen, so tritt uns zunächst die Frage gegenüber, in welchem Verhältnis die Organbildung zur Anpassung steht, oder mit andern Worten, ob die specifischen Merkmale, welche die einzelnen Arten, Gattungen usw. innerhalb einer Reihe voneinander trennen, lediglich adaptativer Natur sind, wie die extremen Anhänger der Bedeutung der „natural selection“ meinen, oder ob specifische und adaptative Merkmale zu trennen sind. Meines Erachtens kann darüber kein Zweifel sein, dafs das letztere der Fall ist. Die Organbildung mufs natürlich stets in Übereinstimmung mit den Anforderungen des Lebens stehen, aber der charakteristische Stempel, den sie in jeder Gruppe trotz aller Verschiedenheit in der speciellen, adaptativen Ausgestaltung trägt, zeigt, dafs die „innere Konstitution“ — wenn wir diesen unsere Unkenntnis bemäntelnden Ausdruck brauchen wollen — die Hauptrolle spielt, sonst wäre die Mannigfaltigkeit der Organbildung überhaupt nicht verständlich. Welchen besonderen Nutzen sollte es den

Anthoceroteen bringen, dafs ihre Chlorophyllkörper Pyrenoïde besitzen, die allen übrigen Lebermoosen fehlen? welchen, dafs sie den die Scheitelregion schützenden Schleim in Schleimspalten, statt in Keulenpapillen bilden? welchen, dafs ihre Sporogonien nicht gestielt sind, oder dafs ihre sporenbildende Schicht anders angelegt wird, als die der übrigen? dafs ihre Archegonien stets eingesenkt sind und ihre Antheridien in Höhlen sich bilden? Das alles sind specifische Charaktere, die nicht als Anpassungen bezeichnet werden können. Eine Anpassung aber ist es, wenn Dendrocerosarten Wassersäcke haben, wie Metzgeria saccata und andere, und Anthoceros gleichfalls Einrichtungen zum Wassersammeln wie viele andere Lebermoose; wenn einige Anthocerosarten Knollen bilden, wie die Prothallien des Farnkrauts Anogramme usw. Dasselbe kehrt in anderen Reihen wieder.

Weil die Anpassungserscheinungen in verschiedenen Gruppen sich in ähnlicher Weise wiederholen, mufsten sie naturgemäfs im allgemeinen Teil in den Vordergrund treten, viel mehr als dies im speciellen Teile der Fall sein kann.

Wenn wir sehen, dafs Anpassungscharaktere in einer Gruppe allgemein oder fast allgemein bei allen Angehörigen auftreten, so ist dies doch mehr als ein zufälliges Zusammenfallen mit den specifischen Merkmalen zu betrachten (so beim Thallusbau der Marchantieen), eine Übereinstimmung, die man sich dadurch verständlich machen könnte, dafs man annimmt, die Anpassung sei eine sehr alte, d. h. erfolgt, ehe eine Trennung der betreffenden Gruppe in einzelne, nach verschiedenen Richtungen hin sich entwickelnde Formen erfolgte.

I. Archegoniaten.

Charakteristisch für die Archegoniaten ist der Bau ihrer Geschlechtsorgane und der scharf ausgesprochene Generationswechsel. Sie führen ihren Namen nach dem charakteristischen Bau der weiblichen Befruchtungsorgane. Sehen wir uns den Aufbau der Sexualorgane an, so zeigt sich, dafs dieselben im fertigen, befruchtungsfähigen Zustand überall wesentlich gleich beschaffen sind. Das Antheridium ist ein Zellkörper, der, wenn er nicht in das Gewebe versenkt ist, mit einer fast durchgehends einschichtigen Hülle versehen ist; das Archegonium hat Flaschengestalt und führt eine einzige Eizelle, welche befruchtet wird von im Wasser schwimmenden männlichen Zellen charakteristischer Gestalt und eigenartiger Entstehung, den Spermatozoïden. Die langgestreckte Gestalt derselben betrachte ich, wie früher erwähnt[1]), als eine Anpassungserscheinung, die ihnen gestattet, sich in den Schleim einzubohren, der die Eizellen bedeckt, wir finden sie in ganz ähnlicher Weise auch bei den Volvocineen (vgl. Fig. 4 *D*). Die eigentümlichen, hier nicht näher zu verfolgenden Umgestaltungen der Zellen, welche zur Bildung der Spermatozoïden führen, finden, soweit bis jetzt bekannt, nur bei den Characeen ihr Gegenstück.

Da die Beschaffenheit der Geschlechtsorgane für die Charakteristik der Gruppen erfahrungsgemäfs von ganz besonderer Bedeutung ist, so ist zunächst die Frage zu erörtern, inwieweit in deren Bau sich gemeinsame, auf einen genetischen Zusammenhang hindeutende Züge auf-

[1]) T. I, p. 24.

finden lassen. Dabei stellt sich heraus, dafs die neueren Untersuchungen auch hier gegenüber der Entwicklungsgeschichte den fertigen Zustand meist vernachlässigt haben; es ist aber die Art und Weise, wie z. B. das Öffnen der Antheridien bei den Bryophyten erfolgt, nicht minder wichtig als die Kenntnis der Zellteilungsfolgen.

Es wäre lehrreich, den Bau und die Entwicklung der Sexualorgane für alle Archegoniaten hier vergleichend zu besprechen. Aus äufseren Gründen soll dies aber bei den beiden grofsen Hauptgruppen derselben, den Bryophyten und den Pteridophyten, gesondert erfolgen.

A. Bryophyten.

Einleitung. Seit alter Zeit ist es üblich, die Bryophyten oder Muscineen in zwei Gruppen, die der Lebermoose und die der Laubmoose, einzuteilen[1]). Beide Gruppen umfassen aber ihrerseits eine Anzahl von Reihen, die teilweise scharf voneinander getrennt sind. Immerhin haben sie unter sich so viel Gemeinsames, dafs diese Zusammenfassung auch heute noch zweckmäfsig erscheint. Zwischen Lebermoosen und Laubmoosen giebt es ebensowenig Übergangsformen, wie etwa zwischen Bryophyten und Pteridophyten. Nach der oben (I, p. 14) dargelegten Anschauung kann es solche auch nie gegeben haben, sie sind also nicht etwa erst ausgestorben. Wenn nämlich die Entwicklung von sehr einfachen, einander nahe verwandten Formen ausging und in bestimmter, nach verschiedenen Richtungen hin auseinander gehender Weise erfolgte, so können wir eine teilweise Übereinstimmung stets nur bei den einfachsten Formen finden, wo wir eine solche thatsächlich, wie unten gezeigt werden soll, auch nachweisen können. Alle von den hochentwickelten Archegoniaten ausgehenden Spekulationen über den Zusammenhang von Laub- und Lebermoosen, Bryophyten und Pteridophyten usw. sind deshalb lediglich Produkte dichterischer Phantasie, sie entspringen dem Bedürfnisse unseres Geistes, Zusammenhänge auch da anzunehmen, wo er sie nicht direkt wahrnehmen kann, haben aber keine genügende Stütze in den Erfahrungsthatsachen; ihr einziger Wert besteht darin, dafs sie zu neuen Fragestellungen anregen.

Die beiden Gruppen der Bryophyten verhalten sich betreffs ihrer vegetativen Organbildung recht verschieden. Bei den Laubmoosen kehrt ein und derselbe Typus der Gliederung des Vegetationskörpers im wesentlichen überall wieder, der des beblätterten Stämmchens. Bei den Lebermoosen findet sich eine viel gröfsere Mannigfaltigkeit: ausgehend von einfachen, thallosen Formen, die in ihrer Gliederung hinter der mancher „Thallophyten“ (z. B. Sargassum) erheblich zurückbleiben, sehen wir hier eine reiche Mannigfaltigkeit im Aufbau des Vegetationskörpers und seiner Anpassung an äufsere Verhältnisse auftreten. Es macht den Eindruck, als ob die Lebermoose (abgesehen etwa von den Anthoceroteen) eine jüngere noch in der Bewegung begriffene Gruppe der altersstarren

[1]) Diese Einteilung stammt, soweit ich sehen kann, von Hedwig her. Er teilt die Musci ein in frondosi, deren Sporangium meist einen Deckel hat, und hepatici, deren Sporangien keinen Deckel haben, sondern sich durch Längsrisse öffnen (Theoria generationis et fructificationis plantarum cryptogamicarum, p. 119. Der Name „Hepatica“ wurde ursprünglich von Micheli der Fegatella conica gegeben, wegen einer angeblichen Ähnlichkeit mit den Lappen der Leber. Linné hatte Jungermannia und Marchantia zu den Algen gestellt.

Laubmoosgruppe gegenüber seien. Dies ist indes lediglich eine subjektive Vorstellung, denn paläontologische Thatsachen lassen uns hier vollständig im Stich, namentlich die zarten Lebermoose eignen sich sehr wenig zur fossilen Erhaltung, und es ist unmöglich zu sagen, ob nicht manche der als „Algen“ beschriebenen Abdrücke eigentlich thallosen Lebermoosen zuzuschreiben sind.

Im Bau der Geschlechtsorgane dagegen macht sich, wie bereits betont wurde, eine Übereinstimmung geltend, welche, vom Standpunkt der Descendenztheorie aus betrachtet, als das Erbteil von gemeinsamen Ahnen her erscheint. Anders ausgedrückt, wenn wir überhaupt eine Descendenz annehmen, so folgt, dafs sich die vegetativen Organe stark verändert haben müssen (nach verschiedenen Richtungen hin), die Sexualorgane nur wenig. Schon daraus erhellt, dass die Zurückführung der Sexualorgane auf Teile des Vegetationskörpers (sie sollten den morphologischen Wert von „Caulomen“ oder „Trichomen“ usw. haben) ganz zwecklos ist (vgl. auch I, p. 13 ff.). Ferner zeigt sich, dafs der Aufbau der Sexualorgane nicht bei allen Archegoniaten derselbe ist, dafs er vielmehr für die einzelnen Gruppen charakteristische, aber nicht immer ganz konstante Verschiedenheiten aufweist. So ist namentlich die Entwicklung der Archegonien bei den Bryophyten durchgehends eine andere als bei den Pteridophyten, ein Grund mehr zu der von mir seit lange vertretenen Anschauung, dafs diese beiden Reihenkomplexe schon sehr früh nach divergenten Richtungen hin sich entwickelt haben, eine direkte Verwandtschaft also nicht aufweisen.

Auf die cytologischen Verhältnisse einzugehen, liegt nicht im Plane dieser Darstellung. Erwähnt sei aber, dafs Farmer[1]) bei Blyttia (Pallavicinia) decipiens in den sich teilenden Kernen der geschlechtlichen Generation vier, in denen der ungeschlechtlichen (aus der befruchteten Eizelle hervorgegangenen) acht Chromosomen fand. Die Sporenmutterzellen dagegen zeigen nur vier Chromosomen bei der Teilung, also eine Reduktion auf die Hälfte. Es ist wahrscheinlich, dafs diese Verschiedenheit in der Kernbeschaffenheit zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Generation auch für die andern Bryophyten und Archegoniaten zutrifft[2]); sie ist von grofsem Interesse, aber noch in vielfacher Hinsicht, der Aufklärung bedürftig.

Im folgenden sollen die gröberen Gestaltungsverhältnisse und der Bau der Geschlechtsorgane der Bryophyten kurz besprochen werden.

a) Antheridien.

Im fertigen Zustand ist der Bau bei Lebermoosen und Laubmoosen wesentlich der gleiche. Auf einem kürzeren oder längeren Stiele sitzt der eigentliche Antheridienkörper. Die Länge des Stieles steht mit den Lebensverhältnissen in deutlichem Zusammenhang. Kurz ist er bei den in Gruben versenkten Lebermoosantheridien, bei denen vielfach, wie wir sehen werden, die Grubenmündung als Spritzenmundstück zu betrachten ist, ferner bei den Laubmoosantheridien, welche nicht dicht von Blättern umhüllt sind, sondern mehr offen (von Paraphysen geschützt) stehen.

---

[1]) Farmer, Studies in Hepaticae. On Pallavicinia decipiens Mitten, Annals of botany Vol. VIII 1894.

[2]) Für Pellia epiphylla hat Farmer dies gleichfalls nachgewiesen (Annals of botany Vol. IX p. 488).

Relativ lange Stiele treffen wir bei den in den Blattachseln stehenden Antheridien der akrogynen Lebermoose, wo der Stiel dafür sorgt, dafs bei der Entleerung der Spermatozoïdenbrei nicht in den Blattachseln bleibt. Und ebenso ist es bei den äusserlich denen der Lebermoose gleichenden Antheridien des Laubmooses Buxbaumia (Fig. 234), welche in einer muschelförmigen Hülle stecken. Auch die Gestalt des Antheridienkörpers steht mit der Verbreitung der Spermatozoen in Beziehung: keulenförmig ist er einerseits bei den tief versenkten Antheridien der Marchantiaceen-Reihe und denen von Monoclea, andererseits bei den meisten Laubmoosen, während er sich bei den freistehenden mehr der Kugelform nähert.

Er besteht aus einer Wandschicht und dem Komplex der Spermatozoïdmutterzellen. Die Spermatozoïden[1]) sind stets mit zwei Cilien aus-

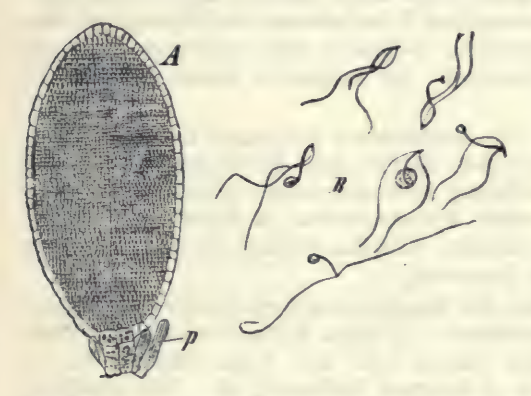


Fig. 131. Marchantia polymorpha, nach STRASBURGER (stark vergr.). *A* Antheridium, an dessen Basis Schleimpapillen, *p*, sich befinden; *B* Spermatozoïden.

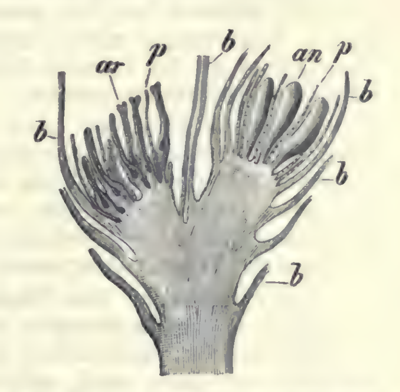


Fig. 132. Längsschnitt durch ein Stämmchen von Phasium cuspidatum, nach HOFMEISTER. Rechts ist eine männliche, links eine weibliche Blüte getroffen. *p* Paraphysen, *b* Blätter. Vergr. 45. (Lehrb.)

gerüstet (Fig. 131). Die Wandschicht, ursprünglich mit Chlorophyll versehen, zeigt in beiden Reihen (Sphaerocarpus, Fossombronia, Anthoceros, viele Laubmoose) häufig Chromoplasten, die sie rötlich oder gelbbraun erscheinen lassen; man könnte, entsprechend der Annahme von STAHL, vermuten, dafs diese Färbung zu einer stärkeren Erwärmung der Antheridien in Beziehung steht. Dafs die Färbung der Wand eine biologische Bedeutung hat, wird auch dadurch wahrscheinlich, dafs bei Sphaerocarpus, wo die Antheridien von einer sackartigen Hülle eingeschlossen sind, diese letztere vielfach eine rötliche Färbung zeigt, und ebenso fand ich bei Pellia, deren Antheridien in seichte Thallusgruben versenkt sind, die Wände der Grubendecken häufig violett gefärbt, und ganz Ähnliches gilt für Marchantia.

Die Art und Weise, wie die Antheridien ihre Spermatozoen entleeren, ist in der neueren Litteratur meist nicht berücksichtigt worden, man nahm gewöhnlich an, dafs die Antheridienwand durch den Druck des quellenden

---

[1]) Zuerst gesehen bei Fossombronia pusilla von SCHMIDEL (Icones plantarum et analyses partium 1747).

Inhaltes[1]) am Scheitel gesprengt werde und den Inhalt austreten lasse. Dem gegenüber hat mir die Untersuchung einer gröfseren Anzahl von Leber- und Laubmoosantheridien gezeigt, dafs die Antheridienwand beim Öffnen des Antheridiums aktiv beteiligt ist[2]). Und zwar findet die Öffnung in den meisten Fällen durch ganz ähnliche Mittel statt, wie sie im Annulus mancher Laubmooskapseln angewendet werden, d. h. es findet eine Ablagerung stark quellbarer Substanz („Schleim") in der Zelle statt, deren Volumvergröfserung durch Wasseraufnahme dann eine Öffnung der Antheridien herbeiführt. Soweit meine Untersuchungen reichen, lassen sich zwei Typen aufstellen: der Lebermoostypus (mit welchem Sphagnum übereinstimmt) und der Laubmoostypus. Letzterer ist ausgezeichnet dadurch, dafs nur eine scharf begrenzte, zuweilen nur aus einer Zelle bestehende apikale Zellgruppe des Antheridiums an der Öffnung beteiligt ist; ich bezeichne diese Zellgruppe, resp. Zelle deshalb als Öffnungskappe, während bei den untersuchten Lebermoosen und Sphagnum eine solche Abgrenzung nicht stattfindet, vielmehr eine gröfsere Zahl von Wandzellen an der Öffnung teilnimmt. Im folgenden sollen kurz einige Beispiele beschrieben werden.

Vorausgeschickt sei, dafs die Antheridien mit einer Cuticula überzogen sind, die bei den freistehenden derber sein dürfte als bei den tief eingesenkten, ferner, dafs die Öffnung fast momentan erfolgt, wenn man ein reifes Antheridium mit einem Wassertropfen in Berührung bringt. Es bedarf kaum des Hinweises darauf, dafs damit auch die Spermatozoen in günstige Lebensbedingungen kommen.

Lebermoose. Das Öffnen der Jungermannieen-Antheridien erfolgt — soweit die Beobachtungen reichen — in allen Fällen wesentlich gleich. Die Wandzellen, namentlich im oberen Teil des Antheridiums, lagern Schleim auf ihrer nach aufsen gekehrten Zellwand ab. Die Quellung derselben spannt die Cuticula, die schliefslich reifst. Vielfach lösen sich dabei die Wandzellen ab und erhalten jetzt eine wurstförmige, ihrer ursprünglichen entgegengesetzte Krümmung (Fig. 135, 5). Ich habe aber nie beobachten können, dafs sie, wie GOTTSCHE vermutete, als „ejaculatores seminis" dienten[3]). Es können die Zellen der Antheridienwand aber auch im Zusammenhang bleiben, mit Ausnahme der Rifsstellen. Bei den tief eingesenkten Antheridien der Marchantiaceenreihe beobachtete ich eine sehr starke Vergröfserung des radialen Durchmessers der Wandzellen reifer Antheridien. Hier kommt hauptsächlich nicht die Spannung gegen die Cuticula des Antheridiums, sondern gegen die Wand der Grube in Betracht, in der das Antheridium sitzt. Die Grubenmündung ist bei manchen hierher gehörigen Formen in eine über die Oberfläche hervorragende Spitze ausgezogen. Diese dient meiner Ansicht nach demselben Zwecke wie die Spitze einer Spritze, die Antheridienwand wirkt wie die Wand eines Gummiballs, den man bei einem „Spray" zusammendrückt. Übrigens kann hier die Entleerung der Antheridien auch allmählich stattfinden, man findet dann Spermatozoïdentropfen an den Mündungen der Gruben, wo sie teils weggespült, teils durch kleine Tiere weiter

[1]) Die Wände der Spermatozoïdmutterzelle verschleimen verhältnismäfsig früh.

[2]) Vgl. GOEBEL, Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. Supplément aux Annales du jard. botanique de Buitenzorg 1898. Daselbst ist auch die Litteratur angeführt.

[3]) Wo eine Ausspritzung des Antheridieninhaltes vorkommt, wie bei Frullania, ist es wohl die plötzliche Zusammenziehung der vorher gespannt gewesenen Antheridienwand, welche dies bedingt.

verschleppt werden können. Die Grubenbildung hängt also nicht nur mit dem Schutze der Antheridien, sondern auch mit der Spermatozoenverbreitung zusammen[1]). Nicht ganz klar ist, wie Wasser von aufsen in die engen Gruben eines Marchantia-Hutes gelangt, vielleicht wirkt der Schleim mit, der, in diesen Gruben durch Schleimpapillen (Fig. 131, *A*, *p*) gebildet, einerseits durch seine Anhäufung in der Grubenmündung gegen Austrocknung schützt, andererseits wohl auch wasseranziehend wirkt.

Laubmoose. Untersucht wurde Funaria, Mnium, Catharinea, Polytrichum. Abgesehen von der Zahl der Zellen der Öffnungskappe (bei Funaria *1—2* bei den andern mehr), ist der Vorgang in allen Fällen wesentlich derselbe.

Fig. 133 zeigt bei *1* die Öffnungskappe von Funaria in Aufsenansicht, in *3* bei Catharinea im Längsschnitt. Sie erscheint bei Wasserzutritt als eine helle Blase, als welche sie schon HEDWIG beschrieben und

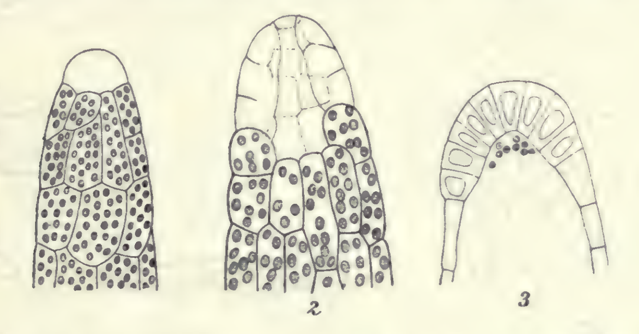


Fig. 133. Öffnungskappe von Laubmoosantheridien. *A* Funaria hygrometrica in Aufsenansicht, die Öffnungskappe besteht aus einer Zelle. *2* Entleertes Antheridium von Polytrichum, Öffnung halbiert gedacht. *3* Spitze eines Antheridiums von Catharinea undulata im Längsschnitt, die Zellen der Öffnungskappe treten durch die Schleimablagerung auf den Zellwänden hervor.

abgebildet hat. Die Cuticula wird stark gespannt, schliefslich platzen die Zellen der Öffnungskappe, der Inhalt tritt entweder zunächst nach innen, um dann später, wenn die Cuticula am Scheitel gerissen ist, mit nach aufsen entleert zu werden, oder er tritt bei früherem Reifsen der Cuticula sogleich nach aufsen. In allen Fällen entsteht nur eine enge Öffnung, begrenzt von den Resten der Zellen der Öffnungskappe (Fig. 133, *2*); langsam tritt der schleimige Inhalt des Antheridiums durch diese Mündung aus. Offenbar wirkt dabei einerseits die Zusammenziehung der vorher gespannt gewesenen Antheridienwandung, andererseits die Quellung des schleimigen Antheridieninhalts mit, der in Gestalt einer Wurst herausquillt. Später zerstreuen sich dann die Spermatozoen, wenn der Schleim, dem sie eingebettet waren, noch weiter verquollen ist.

Sehen wir so schon im Bau des fertigen Antheridiums charakteristische Verschiedenheiten, so ist nicht zu verwundern, dafs diese auch betreffs des Zellenaufbaues sich zeigen. Die Frage ist, ob und inwieweit

---

[1]) Bei den Anthoceroteen werden die Antheridien in Intercellularräumen angelegt, deren Decke später zerstört wird, hier handelt es sich offenbar nur um den Schutz der Antheridien.

diese Verschiedenheiten systematische Bedeutung haben. Im allgemeinen ist diese Frage zu bejahen; es seien kurz die Hauptthatsachen erörtert.

Lebermoose[1]). Es lassen sich hier zwei miteinander durch Übergänge verbundene Typen aufstellen: 1. Der Aufbau durch Querscheibenbildung, welcher charakteristisch ist für die keulenförmigen Antheridien der Riccien, Marchantieen und derjenigen von Monoclea; und 2. das zur Bildung von mehr kugeligen Antheridien führende „Allseits"wachstum, wie es sich bei den Jungermannieen und Anthoceroteen findet.

1. Dieser Typus ist der primitivere, insofern als es hier erst später zu einer Sonderung von Wandschicht und Innenzellen des Antheridiums kommt. Es entstehen mehrere Stockwerke von Zellen (aus dem untersten geht der Stiel hervor, vgl. Fig. 134, *I*, *II*), jedes teilt sich in Quadranten, dann findet

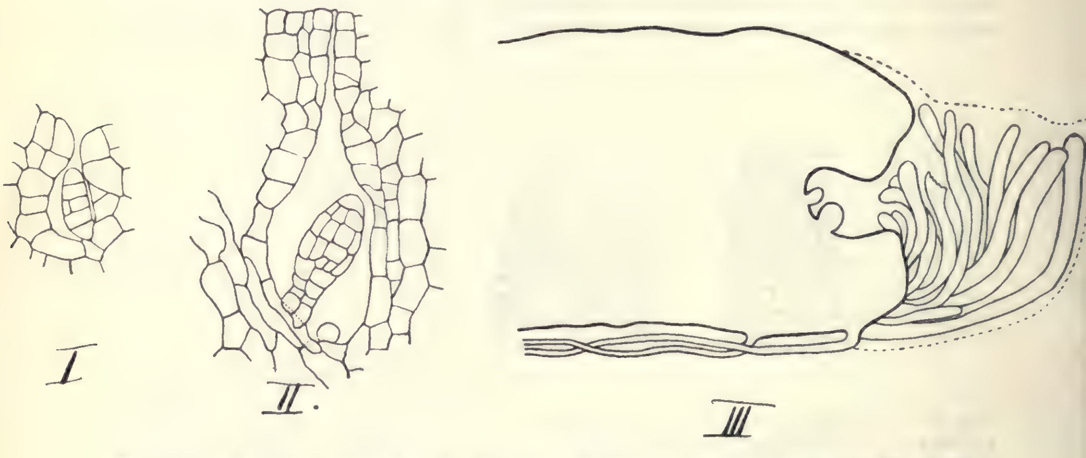


Fig. 134. Monoclea dilatata. *I*, *II* junge Antheridien in einer Grube des Thallus. *III* Längsschnitt durch eine weibliche Pflanze, welche ganz junge Archegonien in einer Grube hinter dem Scheitel angelegt hat (nach vom Verf. in der Küstencordillere von Venezuela gesammeltem Material gez. von Ruge).

die Sonderung von Wandschicht und Innenzellen statt. Unbekannt ist, welche Bedeutung der schnabelförmige Fortsatz hat, der sich z. B. bei den Antheridien von Corsinia findet.

2. Hier sei zunächst Sphaerocarpus genannt, der eine Art Übergang von 1 zu 2 bildet. Die keulenförmig gewordene Mutterzelle des Antheridiums teilt sich durch drei Querwände, die unterste Zelle liefert den Stiel, die zweite den unteren Teil der Antheridienwand, die beiden oberen Zellen werden zum Antheridienkörper, der sich quadrantisch teilt. Bei den übrigen Jungermannieen pflegt der Antheridienkörper aus einer Querscheibe hervorzugehen. Meist teilt sich diese zuerst in zwei Hälften durch eine Wand, der sich zwei andere Längswände schief ansetzen; wie die Bildung des Innenraumes erfolgt, geht aus Fig. 135, *3* hervor. Es sind keine Gründe für diese sonderbare Abweichung von der üblichen Quadrantenbildung bekannt (die sich ganz ähnlich bei den

[1]) Vgl. Leitgeb, Unters. üb. die Lebermoose I—VI; Satter, Beitr. zur Entwicklungsgesch. des Lebermoosantheridiums (Sitzgsber. der K. Ak. der Wiss. 86. Bd. Juli 1882); D. Campbell, Mosses and ferns. In diesen Arbeiten ist auch die ältere Litteratur angeführt.

Laubmoosantheridien findet), sie ist aber nicht ganz konstant; bei den Antheridien von Scapanieen fand Leitgeb[1]) die normale Quadrantenbildung.

Unter den Laubmoosen scheint, soweit die bisherigen Untersuchungen ein Urteil gestatten, der Zellenaufbau der Antheridien ein ziemlich gleichförmiger zu sein[2]), insofern als der eigentliche Antheridienkörper sich aufbaut durch Bildung einer „zweischneidigen" Scheitelzelle. Die Teilungen, durch welche die Scheidung von Wandzellen und Innenzellen erfolgen, entsprechen denen des Jungermanniaceen-Antheridium (vgl. Fig. 135, *3*). Das Antheridium sitzt bei vielen Formen auf einem Stiel, welcher von einer kurzen Zellreihe gebildet wird bei Nanomitrium und anderen Phascaceen, auf einem sehr langen bei Buxbaumia (Fig. 234); in anderen Fällen ist der Stiel ein kurzer Zellkörper.

b) Archegonien.

Die Gestalt der Archegonien ist insofern überall eine übereinstimmende, als sie bestehen aus einem Halsteil, welcher als Leitungsweg für die Spermatozoïden dient (zugleich scheidet der geöffnete Archegonienhals Stoffe aus, welche richtend auf die Bewegung der Spermatozoen wirken), und aus einem Bauchteil, welcher die Eizelle enthält (Fig. 136). Die Anthoceroteen (vgl. Fig. 212, *1*) weichen von allen übrigen Moosen dadurch ab, dafs ihre Archegonien in den Thallus versenkt sind, was natürlich auch eine Modifikation in ihrer Entwicklungsgeschichte bedingt. Diese nähert sich bei Anthoceros einigermafsen dem Typus der Entwicklung, wie ihn die Pteridophyten darbieten.

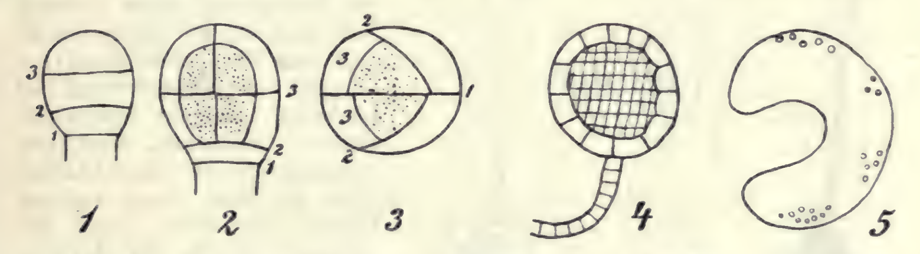


Fig. 135. *1—4* Lebermoosantheridien, schematisch. *1* u. *2* Sphaerocarpus terrestris. *3* Junges Jungermanniaceen-Antheridium von oben. *4* Antheridium einen akrogynen Jungermannia im Längsschnitt (schemat.). *5* Wandzelle eines geöffneten Antheridiums von Blyttia Lyelli, stark vergr. Die jetzt konkave Seite war ursprünglich die konvexe Aufsenseite.

Die „freien" Archegonien der übrigen Bryophyten sind entweder stiellos (z. B. Riccia) oder mit einem kürzeren oder längeren Stiel versehen, am längsten ist er bei manchen Laubmoosen. Es hat hier aber nicht etwa (wie bei den Antheridien) der Stiel nur die Bedeutung, die Archegonienhälse in eine für ihre Funktion günstige Lage zu bringen. Wo er massig entwickelt ist, ist er für den Embryo bestimmt und

[1]) A. a. O. II p. 43.

[2]) Betreffs Sphagnum, wo Abweichungen vorkommen, die aber meiner Ansicht nach noch weiterer Untersuchung bedürften, vgl. Leitgeb, Wachstum des Stämmchens und Entwicklung der Antheridien bei Sphagnum (Sitzgsber. der K. Ak. d. Wiss. in Wien 1869). Für mich fällt wesentlich mit in Betracht, dafs das fertige Sphagnumantheridium sich, wie oben erwähnt, dem Lebermoostypus anschliefst.

erfährt nach der Befruchtung noch ein beträchtliches Wachstum (vgl. Fig. 248). In diesen Archegonienstiel bohrt sich nämlich der Embryo zunächst ein, bei manchen (Nanomitrium, vgl. Fig. 249) hat es damit sein Bewenden, bei anderen dringt er noch weiter nach unten vor. Diese Verhältnisse werden später noch zu besprechen sein, es sei namentlich auf das Verhalten von Calypogeia noch hingewiesen.

Das fertige Archegonium besitzt bekanntlich einen von einem Zellstrang (den Halskanalzellen *k'* Fig. 136, *A*) durchzogenen Halsteil und einen die Centralzelle einschliefsenden Bauchteil. Die Centralzelle teilt sich durch eine Querwand in zwei: eine obere, die Bauchkanalzelle (*k''* Fig. 136, *A*), und eine untere, die Eizelle (Fig. 136, *A*), bei manchen sind sie fast gleich grofs, bei den meisten ist die Eizelle viel kleiner.

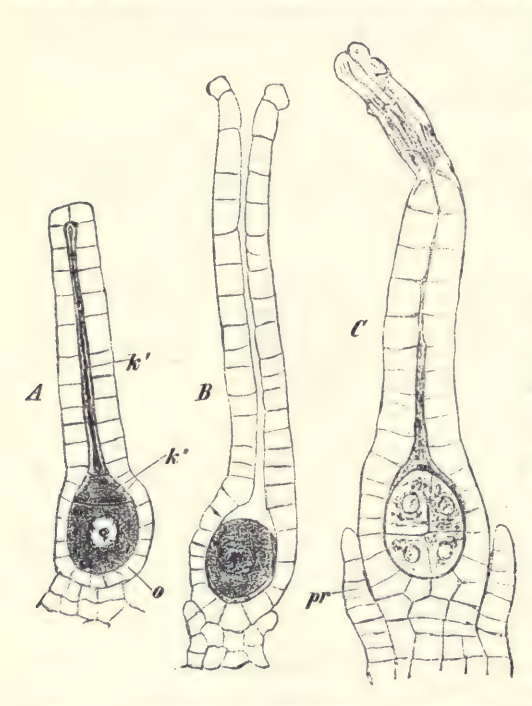


Fig. 136. Marchantia polymorpha. Archegonien. stark vergr. (nach STRASBURGER). *k'* Halskanalzellen (schon in *A* verschleimt); *k''* Bauchkanalzelle; *o* Eizelle; in *C* ein mehrzelliger Embryo; *pr* Perianth.

Es ist nicht bekannt, welche Bedeutung diese Teilung hat, und ob der Bauchkanalzelle eine bestimmte Funktion — etwa die Absonderung der Lockstoffe für die Spermatozoïden — zukommt. Man kann hypothetisch die Bauchkanalzelle als Rest einer zweiten Eizelle betrachten, aber Bestimmtes wissen wir darüber nicht, und ihr konstantes Vorkommen spricht dafür, dafs sie auch eine physiologische Rolle zu erfüllen hat.

Die Halskanalzellen haben den Schleim zu liefern, der den Halskanal nach der Archegonienöffnung erfüllt, ihr Protoplasmainhalt geht, soweit er nicht zur Schleimbildung verwendet wurde, zu Grunde, ebenso wie der der Bauchkanalzelle. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, dafs der den Halskanal erfüllende Schleim die Eizelle zunächst gegen die Berührung mit Wasser schützt — es ist das, wie ich früher[1]) dargelegt habe, eine Funktion, die ihm auch in anderen Fällen (selbst bei solchen Zellen, die mit einer Membran umgeben sind) aufserordentlich häufig zukommt.

Die Öffnung des Archegoniums erfolgt durch Auseinanderweichen der apikalen Halszellen, wobei vielleicht ähnliche Vorgänge eintreten, wie sie bei den Antheridien geschildert wurden.

---

[1]) S. II p. 233. Vgl. auch die in meinem Institut ausgeführte Arbeit von SCHILLING, Anatomisch-biolog. Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen, Flora 78. Bd. 1894 p. 280 ff.

Was die Entwicklung der Archegonien anbelangt, so fragt es sich, ob diese mit den der Antheridien einigermafsen übereinstimmt oder nicht. Ich habe früher[1]) darauf hingewiesen, dafs bei niederen Pflanzen Homologieen in der Entwicklung der männlichen und der weiblichen Geschlechtsorgane sich konstatieren lassen, dafs aber, je höher die Differenzierung wird, desto mehr schon von Anfang an Verschiedenheiten im Aufbau der beiderlei Geschlechtsorgane auftreten. Bei den Moosen sind diese Differenzen von Anfang an vorhanden, was nicht hindert, dafs bei Mifsbildungen[2]) gelegentlich Gebilde, die halb Archegonien, halb Antheridien sind, vorkommen, wie ja auch bei Phanerogamen Auftreten von Pollen in Samenanlagen beobachtet worden ist[3]). Die bei den Bryineen sich findenden „antheridienähnlichen" Teilungen in der „Archegonmutterzelle" möchte ich nicht als eine Übereinstimmung mit der Antheridienbildung betrachten, da sie mit dem Aufbau des eigentlichen Archegonien-

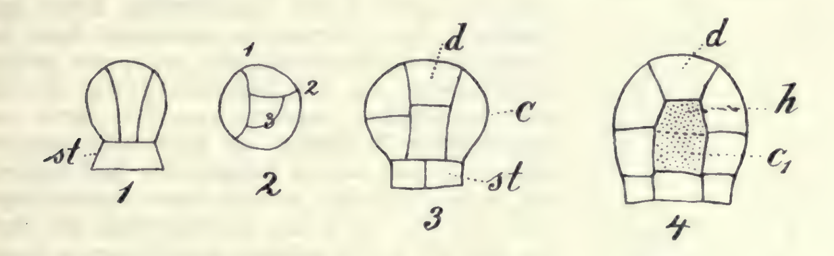


Fig. 137. Schema der Archegonienentwicklung der Lebermoose. *d* Deckelzelle; *st* Stielzelle. *2* in Oberansicht; *1*, *3*, *4* im Längsschnitt.

körpers nichts zu thun hat und nur zu dem des „Stieles" der Archegonien beiträgt. Es fragt sich nun, wie weit die Archegonentwicklung[4]) der beiden Reihen und innerhalb derselben übereinstimmt, eine Frage, betreffs deren eine Übereinstimmung der Autoren noch nicht vorhanden ist.

1. Lebermoose. Das Schema der Entwicklung ist folgendes. Hier, wie überall, nimmt das Archegon seinen Ursprung aus einer einzigen Zelle. Diese teilt sich zunächst in eine untere (*st* Fig. 137, *1*), welche den Abschlufs des Archegoniums nach unten, resp. den meist kurzen „Stiel" bildet, und in eine obere. Diese zerfällt durch drei Längswände (Fig 137, *2*) in eine mittlere und drei peripherische Zellen, die mittlere durch eine Querwand in die Deckel-

---

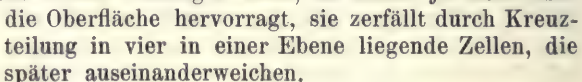
[1]) Vgl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane p. 416 (Schenks Handbuch der Botanik III, 1).

[2]) Vgl. z. B. Lindberg, Öfvergang af honorgan till hanorgan hos en bladmossa (Öfversigt af Kongl. Vetensk.-Ak. Förhandl. Stockholm 1879).

[3]) Vgl. den Fall von Begonia in: Goebel, Beitr. zur Kenntnis gefüllter Blüten, Pringsheim, Jahrb. XVII p. 246.

[4]) Vgl. namentlich Janczewski, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Zeitschr. 1892. Von neuerer Litteratur: D. Campbell a. a. O. und Gayet, Recherches sur le développement de l'Archégone chez les Muscinées, Ann. des scienc. nat. VIII. Série bot. T. 3. 1897, worauf betreffs der Einzelheiten, wie Zahl der Kanalzellen usw. verwiesen sei.

zelle *d* (Fig. 137, *3*) und die primäre Centralzelle *c*[1]). Diese erfährt zunächst eine Querteilung, wodurch die Zellen *h* und *c* entstehen: erstere ist die Mutterzelle der Halskanalzellen, die durch wiederholte Querteilungen sich bilden, letztere ist die sekundäre Centralzelle, die sich teilt in Bauchkanalzelle und Eizelle. Die peripherischen Zellen bauen den Halskanal auf, wobei auch (entgegen Janczewskis Angaben) die „Deckelzelle" *d* sich wiederholt teilt (vgl. Gayet a. a. O.). Bei den Anthoceroteen ist alles ebenso, nur dafs eben schon die Mutterzelle in das Gewebe versenkt ist, und die Halskanalmutterzelle hier von der Deckelzelle *d* abgeschnitten wird, welch letztere sich natürlich am Aufbau des Halskanals nicht weiter beteiligen kann, da dieser ja nicht über



die Oberfläche hervorragt, sie zerfällt durch Kreuzteilung in vier in einer Ebene liegende Zellen, die später auseinanderweichen.

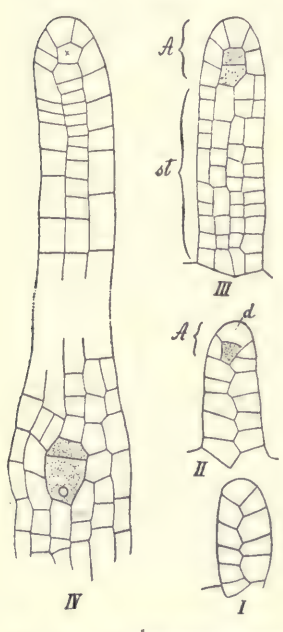


Fig. 138. Mnium undulatum, Archegonienentwicklung. Erst bei *II* ist das Archegonium (*A*) angelegt; *st* Stiel (bei IV nicht gezeichnet).

2. Laubmoose. Die Hauptdifferenz soll hier nach den Angaben von Janczewski, Kühn und Campbell den Lebermoosen gegenüber darin bestehen, dafs die Halskanalzellen nicht, wie bei den Lebermoosen, aus den Teilungen einer Mutterzelle hervorgehen, sondern zum Teil durch ein eigentümliches Wachstum der Deckelzelle geliefert werden. Diese soll als Scheitelzelle funktionieren und Segmente liefern parallel ihren Aufsenwänden und nach der Basis des Archegoniums hin (vgl. Fig. 138, *IV**). Die äufseren werden dann zu neuen Halszellen, die inneren zu Kanalzellen. Gayet stellt dies in Abrede; seinen Angaben nach verläuft vielmehr die Entwicklung des Laubmoosarchegoniums im wesentlichen ganz ebenso wie bei den Lebermoosen, d. h. die Deckelzelle kann wohl neue Halszellen bilden, giebt aber keine Segmente nach innen ab. Nach meinen Untersuchungen am Mnium undulatum (Fig. 138) kann ich indes Gayet nicht beistimmen; hier finde ich, dafs die Angaben von Janczewski u. a. durchaus zutreffend sind, und das Laubmoosarchegonium sich in der That durch sein eigenartiges Spitzenwachstum (welches auch neue Kanalzellen liefert, vgl. z. B. *x* in Fig. 138, *IV*) von dem Lebermoosarchegonium unterscheidet. Der „Stiel" ist bei dem Archegonium von Mnium undulatum, das als Beispiel gewählt wurde, besonders stark entwickelt. Er ist auch mit Bildungsstoffen versehen, die der junge Embryo aufbraucht, enthält also — was bisher meines Wissens ganz übersehen wurde — ein nach der Befruchtung sich noch weiter entwickelndes, für den Embryo bestimmtes Nährgewebe, wie wir es z. B. auch bei der Samenentwicklung der Angiospermen kennen lernen werden. Die Anlage des Stieles geht derjenigen des eigentlichen Archegons voraus. In Fig. 138, *I* ist z. B. nur die mit einer „zweischneidigen" Scheitelzelle wachsende Stielanlage vorhanden, aus deren Endzelle dann erst die eigentliche Archegonanlage

---

[1]) Der Verweisungsstrich ist bei *c* in Fig. 137, *3* vom Zinkographen nicht richtig wiedergegeben.

(*A* Fig. 138, *II*) hervorgeht; diese vergröfsert sich durch Scheitelwachstum in der oben angegebenen Weise.

Aus den angeführten Thatsachen ergiebt sich, dafs die Verhältnisse des Zellenaufbaus und auch der fertigen Struktur der Sexualorgane charakteristisch für die gröfseren Gruppen der Bryophyten sind, sie haben weniger „variiert“, als dies bei den Vegetationsorganen der Fall ist, die nun bei den beiden Gruppen geschildert werden sollen.

1. Lebermoose.

Allgemeine Charakteristik. Die oben hervorgehobene Mannigfaltigkeit der Organbildung bedarf in einer Hinsicht eine Einschränkung: betreffs der Symmetrieverhältnisse. Während bei den Laubmoosen radiäre und dorsiventrale Formen verschiedener Ausbildung vorkommen (vgl. I, p. 86), herrscht bei den Lebermoosen der dorsiventrale Typus und im Zusammenhange damit der plagiotrope Wuchs bei weitem vor, sei es, dafs der Vegetationskörper dem Substrate angeschmiegt[1]) ist oder schief aufsteigend wächst. Orthotrop sind — abgesehen von den Sexualsprossen einiger Formen und den brutknospenbildenden — die Calobryaceen (Calobryum und Haplomitrium) und einige Vertreter der merkwürdigen Gattung Riella, die aber nur scheinbar einen radiär organisierten Thallus haben. In Wirklichkeit liegt, wie schon früher (I, p. 73) kurz erwähnt wurde, nur eine eigentümliche Modifikation des gewöhnlichen dorsiventralen Thallus vor. Es sei daran erinnert, dafs die Riellen bestehen aus einer mehrschichtigen Achse und einem einseitig derselben ansitzenden „Flügel“. Bei manchen Arten liegt die Achse dem Substrat auf und ist auf ihrer Unterseite durch Rhizoïden an demselben befestigt (z. B. R. gallica). Solche Arten weichen von den gewöhnlichen Formen der Lebermoose nur dadurch ab, dafs der Flügel in Profilstellung entwickelt ist, und das ist auch der Fall, wenn die Pflanze nur an ihrer Basis befestigt ist. Bei den aufrecht wachsenden Formen wurde der Flügel als eine die Achse wendeltreppenförmig umkreisende Bildung beschrieben. Er entsteht indes stets einseitig; seine spätere Gestalt kann auf zweierlei Vorgängen beruhen: entweder darauf, dafs der Flügel mehr in die Länge wächst als der verdickte Teil des Thallus oder darauf, dafs eine Torsion des ganzen Vegetationskörpers eintritt. In den von mir untersuchten Fällen habe ich nur den ersten, zu einer mehr oder minder starken Wellung des Thallus führenden Vorgang wahrnehmen können (Fig. 139), und auch Trabut[2]), der zahlreiche lebende Pflanzen untersuchen konnte, spricht sich ebenso aus. Dagegen lassen Leitgebs[3]) freilich nur auf Untersuchung trockener Exemplare beruhende Angaben

---

[1]) Der plagiotrope Wuchs der meisten Lebermoose hängt meiner Ansicht nach namentlich auch mit ihrer Bewurzelung zusammen: die einzelligen, meist recht kurzen Lebermoosrhizoïden können als Haftorgane wie für die Nährstoffaufnahme offenbar nicht so viel leisten wie die meist viel länger als Zellreihen entwickelten der Laubmoose, sie gestatten also keine weite Entfernung vom Substrat. Es ist nach dieser Anschauung kein Zufall, dafs die einzigen radiären Lebermoose, die Calobryaceen, statt der Rhizoïden Wurzelsprosse besitzen.

[2]) Trabut, Revision des espèces du genre Riella. Revue de botanique III p. 433.

[3]) A. a. O. V. 75.

auf eine Torsion schliefsen. Diese erstreckt sich auch auf den flügellosen Basalteil, dessen Oberfläche LEITGEB der eines stark gedrehten Strickes vergleicht. Wahrscheinlich kommt also beides: Wellung und Torsion, vor. Jedenfalls würden in biologischer Beziehung beide Vorgänge dieselbe Bedeutung haben: die, den Flügel nicht vertikal, sondern

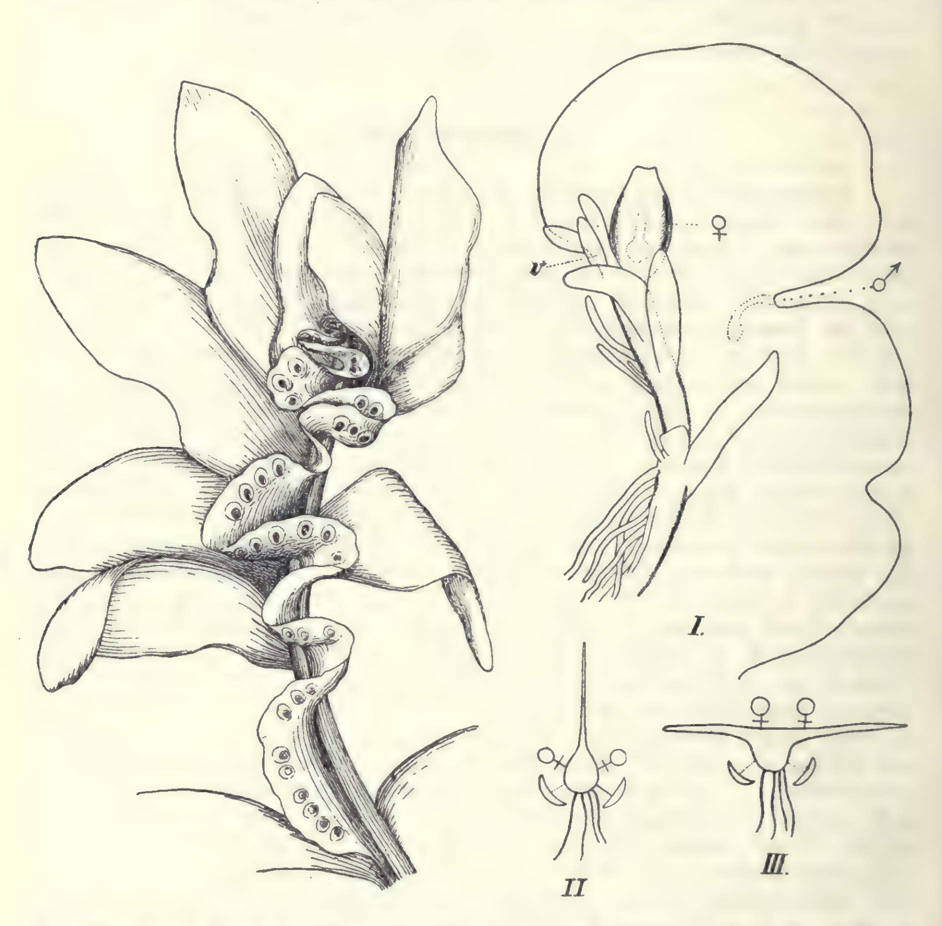


Fig. 139. Riella Clausonis. Vergr. Auf der einen Seite des Stämmchens befindet sich der gewundene „Flügel“, welchem die Antheridien eingesenkt sind (wenn diese fehlen, ist der Flügel stärker entwickelt). Auf der Unterseite grofse, chlorophyllhaltige Schuppen („Blätter“), welche hier länger sind, als der Flügel.

Fig. 140. *I* Riella Battandieri. Vergr. Habitusbild in der Seitenansicht eines Pflänzchens. Bei ♂ Grube im Flügel, in der ein Antheridium safs, bei ♀ Archegonium von einer Hülle umgeben. *II* Schema für Riella *III*, für Marchantiaceen (im Thallusquerschnitt).

quer, resp. schief zu dem von oben eindringenden Lichte zu stellen. Der ganze Vorgang der Flügelbildung würde also folgende Bedeutung haben. Gehen wir aus von kleinen, in seichtem Wasser kriechenden oder auch aufrecht wachsenden Formen, so ist zu erinnern daran, dafs untergetauchte Wasserpflanzen für starke Lichtintensitäten empfindlich sind. Dem wurde durch die Entwicklung des Flügels in der Vertikalebene vorgebeugt.

Gröfsere Formen von Riella können in tieferes Wasser hinabsteigen[1]), sie leben also in gedämpfterem Lichte, das sie besser ausnützen durch Schiefstellung des Flügels, die erreicht wird durch Wellung oder Torsion.

Die Vermutung Leitgebs, dafs die Keimpflanzen nach Art von Schlinggewächsen eine Stütze umwinden, scheint mir demnach äufserst unwahrscheinlich, denn die Wellung des Flügels, resp. die Torsion der ganzen Pflanze hängt nach meiner Meinung nicht mit der Befestigung, sondern mit der Beziehung zum Lichte zusammen.

Bei den andern thallosen Lebermoosen ist, wie auch das Schema (Fig. 140) zeigt, der „Flügel" des Thallus in Flächenstellung ausgebreitet. Der mittlere Teil des Thallus ist dabei meist der dickste, er dient der Stoffspeicherung und -Leitung auch mechanisch als „Rippe", die namentlich bei den Formen scharf hervortritt, bei denen der Flügel einschichtig ist (Metzgeria, Blyttia). In den Jugendstadien stellt der Thallus von Metzgeria und Aneura eine einfache Zellfläche dar. Die (bei Aneura vom Flügel nicht scharf abgesetzte) „Rippe" tritt erst später auf. Der Flügel bildet an der Thallusspitze eine Einsenkung, in welcher der Vegetationspunkt liegt.

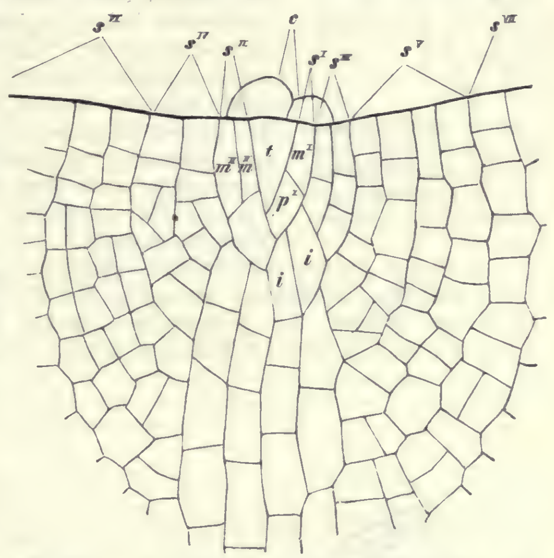


Fig. 141. Metzgeria furcata. Scheitelregion des Thallus von oben (nach Strasburger), stark vergr. *t* die Scheitelzelle; s^{I}—s^{VII} Segmente, *i*, *i* der zum Aufbau der Mittelrippe verwendete Teil des Segments *III*; *c* die Schleimhaare der Thallusunterseite.

Die Zellenanordnung an demselben ist Gegenstand sehr zahlreicher und eingehender Untersuchungen gewesen, die aber für die Organographie der Lebermoose nicht gerade sehr wichtige Thatsachen ergeben haben und deshalb hier auch nicht ausführlich besprochen zu werden brauchen.

Der Vegetationspunkt der meisten Lebermoose ist ausgezeichnet durch den Besitz einer Scheitelzelle, die von Leitgeb u. a. auch da als vorhanden angenommen wurde, wo der Scheitel von mehreren miteinander an Gestalt übereinstimmenden Zellen eingenommen wird. Es würde sich in diesen Fällen (Anthoceros, Blasia, Riccia) die Scheitelzelle von ihren Segmenten nicht unterscheiden, so dafs man hier auch von einer Scheitelkante sprechen könnte.

Die Gestalt der Scheitelzelle ist für die einander entsprechenden Entwicklungszustände, wie es scheint, meist innerhalb einer Gattung und selbst innerhalb gröfserer Gruppen eine konstante: so haben die Aneureen (Aneura, Metzgeria, Fig. 141, Hymenophytum) eine zweischneidige keilförmige.

---

[1]) Nach Montagne wächst R. helicophylla in einer Tiefe von 7 dcm.

Sie kann aber auch innerhalb einer Gattung[1]) und selbst im Laufe der Entwicklung bei einer Pflanze wechseln. So haben Preissia und Marchantia polymorpha an ihren Keimpflanzen eine zweischneidig keilförmige, an der erwachsenen Pflanze eine vierseitig pyramidale. Dies ist von Interesse, weil es zeigt, dafs die Form der Scheitelzelle mit der des ganzen Vegetationskörpers in Beziehung steht. Solche Thallusformen, die wenig dicke Zellflächen haben (so Metzgeria, wo nur die Mittelrippe mehrschichtig ist, ferner die Marchantiakeimpflanzen), haben Scheitelzellen, die nur nach rechts und links Segmente abgeben; solche, bei denen ein massigerer Aufbau des ganzen Thallus zu stande kommt, haben vierseitig oder dreiseitig pyramidale, wo also schon von vornherein auch nach oben und unten Segmente abgegeben werden, aber aufserdem machen sich auch noch andere Momente geltend.

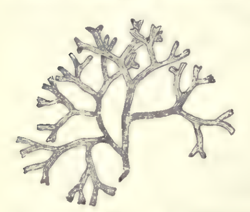


Fig. 142. Riccia fluitans, nat. Gr. (Lehrb.) Gabelig verzweigter Thallus ohne Arbeitsteilung zwischen den Zweigen.

Z. B. hat Aneura pinguis eine zweischneidige Scheitelzelle und Cyathodium (nach LEITGEBS Zeichnung) eine solche wie Marchantia, Cyathodium aber besitzt einen sehr dünnen, An. pinguis einen dicken Thallus, so dafs auch noch ein durch die Verwandtschaft bedingter Faktor hinzukommt.

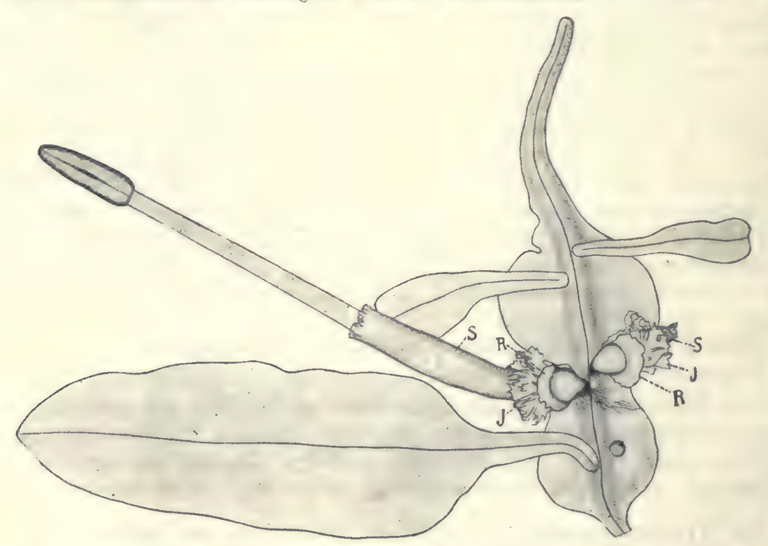


Fig. 143. Hymenophytum Phyllanthus, 5mal vergr., von unten. Der von einer Mittelrippe durchzogene Thallus hat sich an der Spitze ausläuferartig verlängert. Er trägt 5 ventrale Sprosse und (unten rechts) die stehen gebliebene Anlage eines sechsten. Zwei derselben (die sehr kurz geblieben sind) sind weibliche Sexualsprosse, der eine links hat ein Sporogon hervorgebracht. *R* Rand des Sexualsprosses, *J* Perichaetium, *S* Perianth.

Die Verzweigung des Thallus erfolgt teils in der Ebene seiner Abflachung, teils auf seiner Unterseite. Letztere Form der Verzweigung überwiegt bei manchen (z. B. Hymenophytum), bei andern (z. B. den

[1]) Sie ist bei Pellia epiphylla eine andere als bei Pellia calycina, bei Blyttia Lyellii verschieden von Bl. decipiens (vgl. LEITGEB, Lebermoose Heft III u. FARMER, Annals of botany VIII p. 40 u. 41).

Marchantieen) ist sie selten, bei Metzgeria der Hauptsache nach auf die Sexualsprosse beschränkt, und bei manchen (z. B. Pellia) fehlt sie ganz [1]).

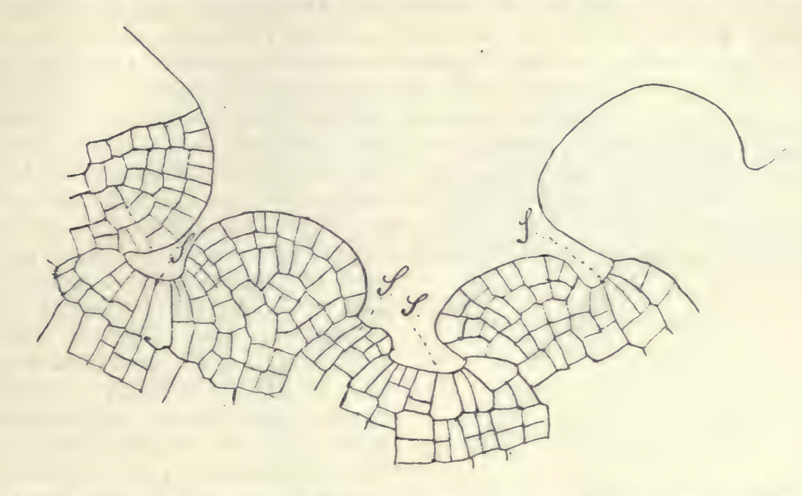


Fig. 144. Anthoceros fimbriatus. Geteilte Scheitelregion in Flächenansicht. Es sind mehrere Vegetationspunkte vorhanden (*S*), dazwischen die Mittellappen, die später zu krausen Gebilden auswachsen. Stark vergr.

Die nicht ventral auftretenden Zweige werden stets durch Auftreten einer neuen Scheitelzelle in der Nähe der alten angelegt, eine durch wirkliche Zweiteilung der Scheitelzelle vermittelte Gabelung ist aber auch bei den Formen nicht vorhanden, bei denen der fertige Zustand die Annahme eines solchen Vorganges nahelegt (Metzgeria furcata u. a., vgl. Fig. 145). Charakteristisch ist auch, dafs bei der Verzweigung zunächst zwischen den beiden neuen Scheiteln ein „Mittellappen“ hervorsprofst, der die gemeinsame Basis für die zwei später sich trennenden Flügel der Seitensprosse darstellt (Fig. 144).

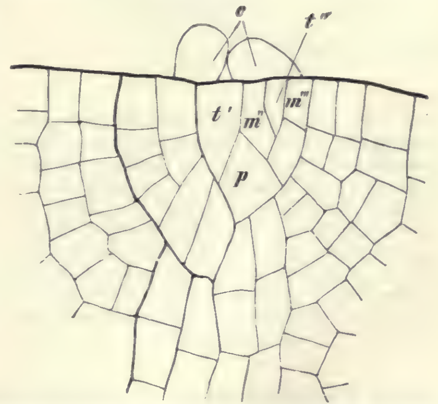


Fig. 145. Verzweigung von Metzgeria furcata (nach Strasburger). *c* Schleimhaare, *t'* alte, *t''* neue Scheitelzelle. Stark vergr.

Von Interesse ist die Gestaltung des Thallus und die Art und Weise der Ausbildung der einzelnen Verzweigungen.

In ersterer Beziehung sei darauf hingewiesen, dafs bei manchen thallosen Lebermoosen die Flügelbildung am Thallus zeitweilig unterbleiben kann, so bei Hymenophytum (an der Basis der Seitensprosse [vgl. Fig. 143] auch an der Spitze des Sprosses 1. Ordnung), ferner bei Blyttia u. a.

[1]) Dagegen traf ich bei Aneura gelegentlich Ventralsprosse. Warum diese bei einigen Formen so in den Vordergrund treten, ist zunächst nicht verständlich, wohl aber ist leicht ersichtlich, dafs dorsale Sprosse die unvorteilhaftesten wären.

Dies kann infolge von Lichtmangel auch bei den etiolierten Sprossen anderer Lebermoose eintreten, gehört hier aber zum normalen Entwicklungsgange, indem namentlich die ventral am Thallus entspringenden Sprosse zunächst flügellos sind, was übrigens auch der Thatsache entspricht, dafs sie in ihren ersten Entwicklungsstadien nur wenig Licht erhalten. Wir sehen also an den Sprossen eine Arbeitsteilung eintreten: der flügellose Teil dient dazu, den assimilierenden an das Licht zu bringen. Schärfer wird die Arbeitsteilung dann, wenn der flügellose Teil zugleich der ist, der als Haftorgan und auch zur Nahrungsaufnahme aus dem Boden dient, also gewissermafsen den Wurzeln höherer Pflanzen entspricht. Der Assimilationssprofs hat dann keine Haarwurzeln, er erhebt sich über das Substrat. Denken wir uns also den flügellosen (scheinbar cylindrischen, aber oben meist etwas abgeflachten) Teil im Substrat verborgen, den geflügelten über dasselbe hervortretend und mit begrenztem Wachstum begabt, so erhalten wir eine in verschieden scharfer Abgrenzung in dem Verwandtschaftskreis von Blyttia, Symphyogyne u. a. vorkommende Thallusform. Als Beispiel kann Fig. 146 dienen, bei welcher der geflügelte Thallus gelappt erscheint (vgl. das unten betreffs des Übergangs zur Blattbildung Anzuführende). Es können sich bei dieser Symphogyne allerdings die geflügelten Sprosse an ihrer Spitze wieder verschmälern und zu Ausläufern werden, aber meist stellen sie doch nach Erreichen einer bestimmten mittleren Gröfse offenbar ihr Wachstum ein, sie bilden dann nahe ihrer Basis einen ventralen Seitensprofs, der das Wachstum zunächst als Ausläufer fortsetzt, dann, über das Substrat tretend, sich verbreitert, wieder einen ventralen Seitensprofs bildet usw. In Fig. 146 sind so 5 Generationen miteinander verkettet, es entsteht ein sympodiales „Rhizom“, an welchem scheinbar seitlich die Assimilationssprosse stehen.

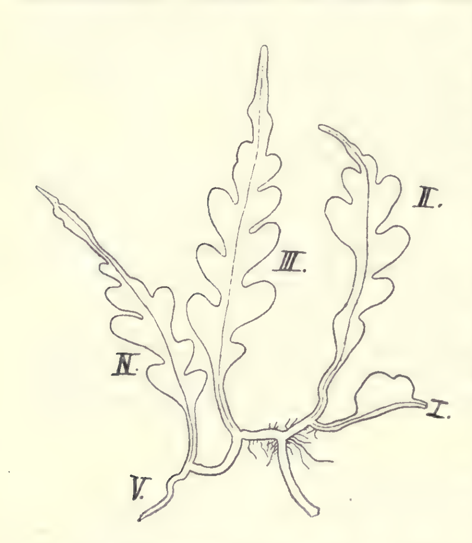


Fig. 146. Symphyogyne sinuata (oder eine verwandte Form), von Martinique, 3 mal vergr. Der Thallus ist mit blattartigen Einschnitten versehen, die aber nach oben hin wieder verschwinden. Das Wachstum ist ein sympodiales, die verschiedenen Sprofsgenerationen sind der Reihenfolge nach beziffert. Jede beginnt mit einem stielförmigen Teile, der im Substrat ist, und verbreitert sich dann in dem über das Substrat hervortretenden Teile.

Ganz Ähnliches wird von beblätterten Formen anzuführen sein, und biologisch ist das Verhalten genau dasselbe wie z. B. das der gleichfalls sympodial aufgebauten Rhizome von Convallaria-(Polygonatum)-Arten. Nehmen hier schon die mit begrenztem Wachstum ausgerüsteten Assimilationssprosse einen blattähnlichen Habitus an, so ist dies noch mehr der Fall dann, wenn die Assimilationssprosse sich verzweigen und aus ihnen wiederholt gegabelte, dem Blatte mancher Farne ähnliche Gebilde hervorgehen[1]), die in der That auch, was ihre Arbeitsleistungen anbe-

[1]) Vgl. auch Farmer, Studies in Hepaticae. On Pallavicinia decipiens Mitten, Annals of botany Vol. VIII p. 36 ff.

langt, mit den Blättern etwa einer kleinen Hymenophyllee übereinstimmen. Von besonderem Interesse ist, dafs in nicht weniger als drei Gattungen diese Gestalt des Vegetationskörpers zustande gekommen ist, diese drei

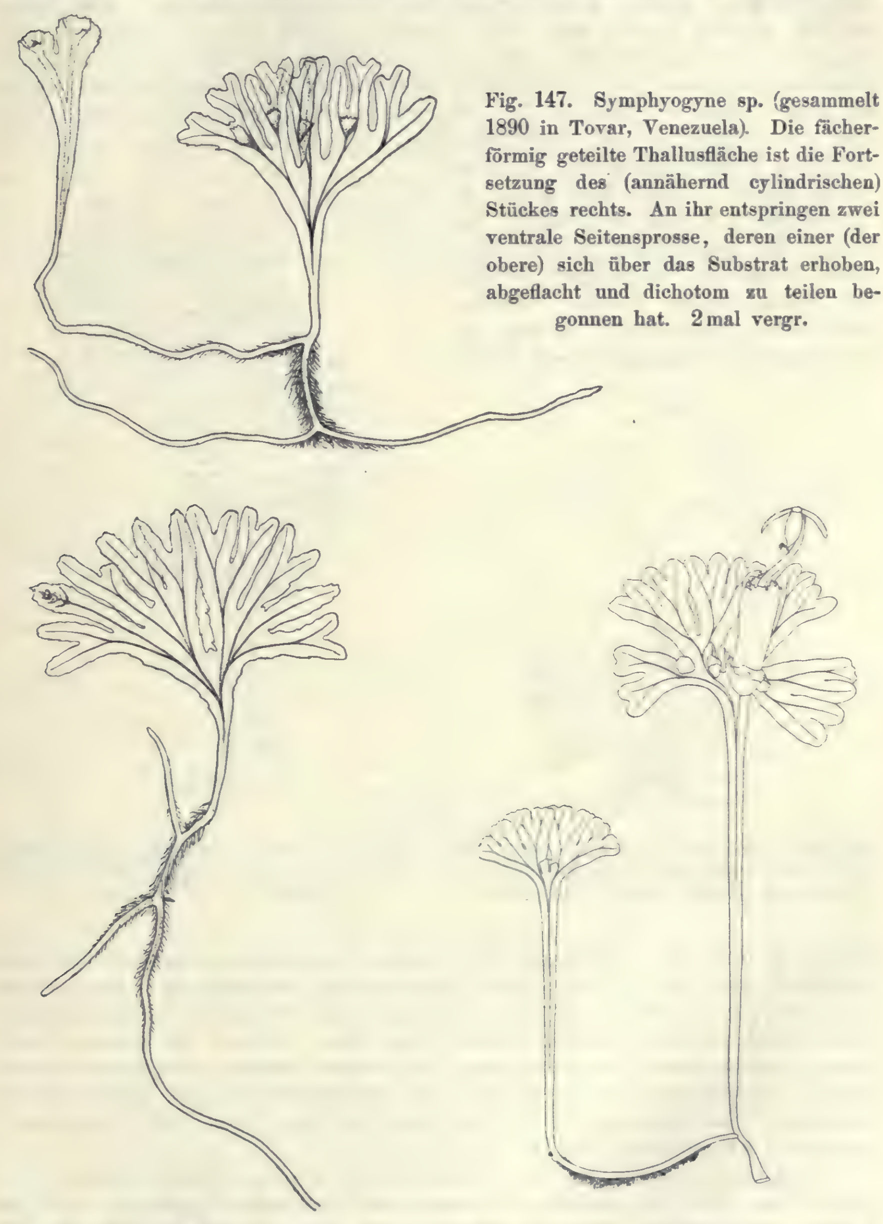


Fig. 147. Symphyogyne sp. (gesammelt 1890 in Tovar, Venezuela). Die fächerförmig geteilte Thallusfläche ist die Fortsetzung des (annähernd cylindrischen) Stückes rechts. An ihr entspringen zwei ventrale Seitensprosse, deren einer (der obere) sich über das Substrat erhoben, abgeflacht und dichotom zu teilen begonnen hat. 2 mal vergr.

Fig. 148. Blyttia decipiens (gesammelt 1885 in Nuwara Elyia, Ceylon). Habitusbild, zweifach vergr. Männliche Pflanze mit zwei noch cylindrischen ventralen Seitensprossen.

Fig. 149. Hymenophytum flabellatum, 2 mal vergr., von der Unterseite. An der fruktifizierenden Pflanze rechts entstand ein Seitensprofs (links), der auch zwei kleine, als Schuppen erscheinende Sexualsprosse auf seiner Unterseite hervorgebracht hat.

Gattungen, Blyttia, Symphyogyne und Hymenophytum, sind allerdings miteinander verwandt, aber sie beginnen alle drei mit kriechenden, einfach thallosen Formen, um sich unabhängig voneinander zu der, sagen wir hymenophylloïden, soeben geschilderten Gestaltung zu erheben. Die Abbildungen werden zeigen, wie nahe äufserlich diese Parallelformen miteinander übereinstimmen; erst die Untersuchung der Anordnung der Geschlechtsorgane giebt Aufschlufs darüber, mit welcher Gattung wir es zu thun haben. — Die in Fig. 150 abgebildete Aneura bogotensis kann uns überleiten zu der Arbeitsteilung, wie wir sie in dem reich verzweigten Thallus mancher Aneura-Arten finden. Auch hier giebt es Arten, wie z. B. Aneura pinguis, bei denen alle vegetativen Sprosse sich gleich verhalten. (Diejenigen, welche die Sexualorgane tragen, bleiben hier aufser Betracht.) Anders ist es namentlich bei epiphytisch wach-

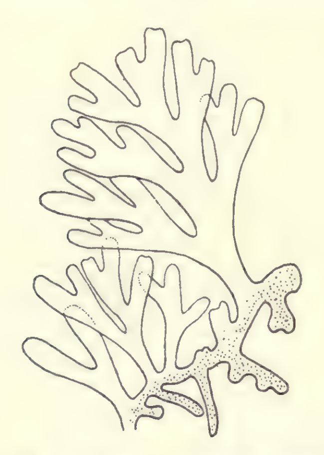


Fig. 150. Aneura bogotensis (mehrmals vergr.). Von dem punktierten „Rhizom“ erheben sich gabelig geteilte Thallusäste.



Fig. 151. Aneura eriocaulis. Habitusbild, 5 mal vergr. An der Basis „Wurzeln“; die Hauptachse ist oben abgebrochen.

senden Arten. Zu diesen gehört Aneura bogotensis, von der Fig. 150 eigentlich nur das Stück eines „Ausläufers“ wiedergiebt. Der Vegetationskörper gliedert sich hier in zwei Teile: der eine (in der Fig. 150 durch Punktierung gekennzeichnet) liegt dem Substrat (in diesem Falle einem Anthocerosthallus dicht an), der andere besteht aus einer Anzahl gabelig verzweigter Thallusglieder, die gewissermafsen als Blätter funktionieren. Sie entspringen als Seitenäste an der (hier nicht sympodial gebauten) kriechenden Achse.

Vergleichen wir damit den Thallus von Aneura (Pseudoneura) eriocaulis (Fig. 151), so sehen wir schon eine viel weiter gehende Arbeitsteilung eingetreten. Die Hauptachse ist hier anders gebaut als die Seitenachsen, namentlich die letzten derselben (hier die dritter Ordnung). Diese letzteren haben begrenztes Wachstum, sie sind Assimilationsorgane (aufserdem einige davon auch Träger der Fortpflanzungsorgane), und demgemäfs als dünne, nur in ihrem mittleren Teile verdickte Platten

entwickelt. Die Hauptachse dagegen, deren Funktion einerseits eine mechanische, andererseits eine ernährungsphysiologische ist (vgl. Teil I, p. 28), zeigt fast cylindrischen Querschnitt, wenn man auch die Abplattung oben und unten noch deutlich erkennen kann[1]). Ihrer stärkeren mechanischen Inanspruchnahme entsprechend, hat sie auch an viel mehr Zellen verdickte Wände aufzuweisen (Fig. 152) als die Seitenachse, und noch gröfser ist die Verschiedenheit beider, z. B. bei Aneura hymenophylloides (Fig. 177). Mit andern Worten, auch hier tritt, ausgehend von einem Thallus mit lauter gleichartigen Verzweigungen, eine Differenzierung in Stamm und Blatt ein, deren Herausbildung wir aber hier noch deutlich verfolgen können. Aufserdem besitzen diese Aneuren aber auch „Wurzeln". Es sind Formen, die nicht mehr mit der ganzen Unterfläche dem Substrat anliegen, sondern mit besonderen Haftorganen an demselben befestigt

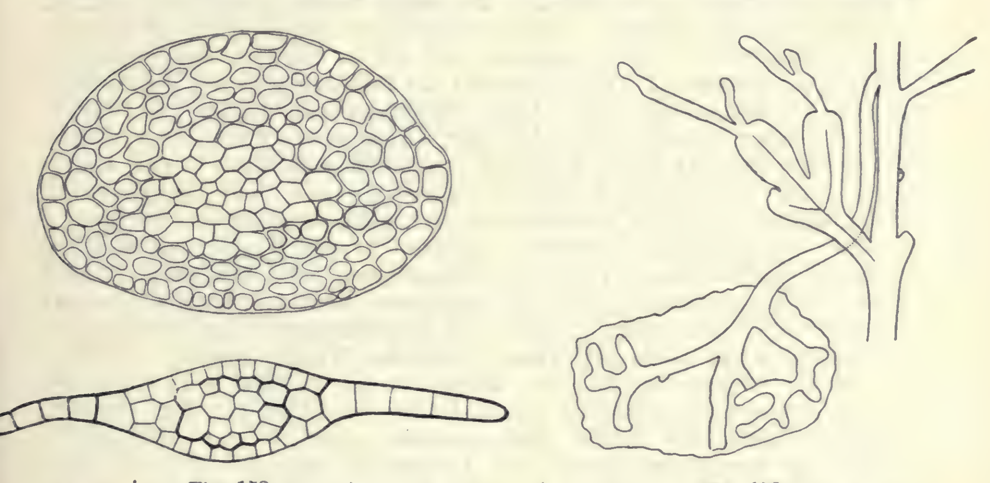


Fig. 152. Fig. 153.

Fig. 152. **Aneura fucoïdes.** Oben Querschnitt durch einen Hauptsprofs, unten durch einen Seitenzweig. Stark vergr.

Fig. 153. **Aneura fucoïdes.** Basalteil einer Pflanze, vergr. Ein Seitenzweig ist ganz zum Haftorgan ausgebildet, er liegt einem Phanerogamenblatte dicht an, an dem weiter unten stehenden Aste haben sich die Spitzen zu Wurzeln verlängert.

sind. Diese Haftorgane (Fig. 151, 153) unterscheiden sich von den Assimilationssprossen durch ihre Richtung und ihre Gestalt. Sie sind schmäler und legen sich dem Substrat fest an. Dafs sie keine Neubildungen, sondern nur Umbildungen unterer Thallusäste sind, geht

---

[1]) Die Verschiedenheit von Haupt- und Seitensprossen bei den genannten Aneura-Arten kommt also dadurch zustande, dafs die Flügelbildung an den Hauptachsen von Anfang an unterbleibt, dagegen bei den Assimilationssprossen in der mittleren Thallusregion nur wenig Teilungen eintreten. Natürlich können auch Übergangsbildungen vorkommen, d. h. solche, bei denen die Verschiedenheit von Haupt- und Seitenachsen lediglich in einem stärkeren Dickenwachstum ersterer besteht. Wenn aber Stephani (Hedwigia 1893 p. 12) angiebt, dafs sich die dünnhäutigen Flügel mit zunehmendem Alter oft bis zu einem stielrunden Querschnitt verdicken, so ist dies, soweit meine Beobachtungen reichen, ein Irrtum. Wenn derselbe Autor ferner sagt (Colenso's New Zealand Hepaticae, Linnean Society's journal, botany Vol. XXIX p. 204): „in Aneura fucoïdes, on the contrary, the thickness of the stem, similar to our forest trees, is continually increasing with advancing age", so sei dazu bemerkt, dafs ich ein sekundäres Dickenwachstum (wie bei einem Baum) bei Aneura fucoïdes schon wegen der Verdickung der peripherischen Zellen für ausgeschlossen halte.

schon daraus hervor, dafs man nicht selten einen Assimilationsprofs in eine „Wurzel“ auswachsen sehen kann (vgl. Fig. 153), und es ist nicht zu bezweifeln, dafs auch an den „Wurzeln“ Assimilationssprosse entstehen können, obwohl dies gewöhnlich nicht geschieht. Wahrscheinlich entscheiden äufsere Einwirkungen darüber; leider sind diese Formen, bei denen die Organe noch nicht so scharf voneinander abgegrenzt sind wie bei höheren Pflanzen, einer experimentellen Untersuchung noch nicht unterworfen worden, obwohl die Kultur solcher Pflanzen in botanischen Gärten von grofsem Interesse wäre.

Die höhere Gliederung des Vegetationskörpers, mit der wir uns bisher beschäftigt haben, kam zustande durch verschiedene Ausbildung der Zweige eines Thallus. Dies ist indes nicht der einzige Weg, der zu einer höheren Gliederung geführt hat. Ein zweiter geht aus von den Anhangsorganen des Thallus. Als solche treffen wir bei den niedrigst stehenden Formen lediglich schleimabsondernde, haarähnliche Bildungen, die sehr nahe dem Vegetationspunkt und oft in deutlich wahrnehmbarer Ordnung entstehen (vgl. Fig. 145) und als Schutzorgane des Vegetationspunktes zu betrachten sind. Diese Schleimorgane fehlen den Anthoceroteen, deren Vegetationspunkte aber trotzdem stets mit einer dichten Schleimhaut bedeckt sind, weil hier schleimabsondernde Organe andern Baues (Schleimspalten) sich finden, aufserdem fehlt Schleimabsonderung bei den Riccien, manchen Marchantieen und vielleicht auch bei den Riellen, was aber um so auffallender wäre, als sonst gerade Wasserpflanzen durch reichliche Schleimabsonderung ihre jugendlichen Teile schützen[1]). Auch bei den meist an ständig feuchten Standorten lebenden Landlebermoosen wird die Schleimabsonderung nicht nur als Schutzmittel gegen Austrocknung, sondern vor allem als Schutz gegen das Wasser dienen; sehen wir doch einen solchen Schutz, wie unten gezeigt werden soll, auch den heranwachsenden Sporogonien durch Hüllen verschiedener Art gewährt. Übrigens finden sich solche Schleimorgane auch bei den beblätterten Formen, in besonderer Menge bei Anomoclada mucosa, die mit einer dichten Schleimhülle bedeckt ist. Bei den thallosen Formen treten sie auf in Gestalt einfacher Papillen.

Diese Anhangsorgane des Thallus verdienen um so mehr hier eine Besprechung, als ihre biologische Bedeutung bisher zu wenig Beachtung gefunden hat, während doch gerade bei ihnen die Beziehungen zwischen Gestaltung und Leistung meist sehr deutlich hervortreten; namentlich bietet, wie unten gezeigt werden soll, die Marchantiaceen-Reihe lehrreiche Beispiele dafür.

Alle thallosen Jungermannieen und Marchantieen besitzen solche zunächst dem Schutz des Vegetationspunkts dienenden Anhangsgebilde, denn Leitgebs Angabe, dafs sie bei Monoclea fehlen, beruht auf einem durch ungenügendes Material veranlafsten Irrtum (vgl. Fig. 134, *III*). Und auch bei Riccia crystallina[2]), die nach Leitgeb keine Schuppen besitzen soll, fand ich solche, freilich sind sie zart, aber vielleicht giebt es einzelne Formen dieser Art, wo die Schuppen ganz fehlen, da sie einem so ausgezeichneten Beobachter wie Leitgeb sonst gewifs nicht entgangen wären.

---

[1]) An der Spitze der später zu beschreibenden „Blätter“ von Riella findet man häufig eine — vielleicht schleimabsondernde — Papille. Kleine Papillen unbekannter Funktion stehen bei R. helicophylla auch sonst am Thallus.

[2]) Ich verdanke diese Art, wie viele andere interessante Lebermoose, der Güte des Herrn Dr. Levier in Florenz.

1. **Jungermannieen.** Hier finden sich ganz allgemein „Schleimpapillen“, die bei Blyttia, Mörkia auf beiden Seiten des Thallus, bei Metzgeria nur auf der Unterseite stehen. Es sind entweder einfache keulenförmige Papillen, wie bei Metzgeria und Aneura, oder die schleimabsondernde Zelle steht am Ende einer Zellreihe (Mörkia, Fig. 155, *I*), was schon den Übergang zu den Schuppen bildet. Übrigens entstehen diese Organe in z. B. bei Metzgeria nachweisbarer bestimmter Anordnung.

Besonders eigentümlich und verwickelt sind die Verhältnisse bei Blasia. Hier sind aufser den unten zu erwähnenden horizontal eingefügten Seitenblättern noch vorhanden: 1. Schleimhaare, einfache, auf der Oberseite und der Unterseite des Thallus entspringende Papillen (*o*, *o* Fig. 154, *I*); 2. Unterblätter oder Amphigastrien, auf der Unterseite des Thallus stehende Schuppen (*U* Fig. 154) chlorophyllhaltige, mit ihrer Unterkante über die Ansatzstelle vorwachsende, also halb schildförmige Schuppen, die in zwei Längsreihen angeordnet sind, so dafs meist einem seitlichen Blatt ein „Amphigastrium“ entspricht; 3. die Blattohren, kugelige (Fig. 154, *III*), über den Thallus hervorragende Körper, die meist durch Einwanderung eines Nostoc infiziert sind. Sie bilden Schleim, es befindet sich in ihrem Innern eine Schleimpapille (*i* Fig. 154, *I*) und auch eine nahe ihrem Eingang (*p* Fig. 154, *I*). Sie entstehen durch konkave Einkrümmung einer Zellfläche, die sich dem Thallus dicht anlegt (vgl. Fig. 154, *I*, *o*). Auch die „Amphigastrien“ tragen übrigens ursprünglich an ihrem Scheitel eine Schleimpapille (*e* Fig. 154), die aber später — ähnlich wie bei manchen Marchantiaceen — zur Seite gedrängt wird. Man könnte sich die Entwicklung der verschiedenen Blasiaanhängsel so vorstellen, dafs sie alle aus Schleimhaaren hervorgingen. Die Schuppen entstanden durch Auswachsen der Trägerzellen bestimmter Schleimpapillen, wodurch diese dem Scheitel noch mehr genähert wurden, ähnlich wie ja auch bei Sphaerocarpus, Mörkia u. a. die Schleimpapillen auf Zellreihen stehen. Einzelne dieser Schuppen erfuhren dann — vielleicht ursprünglich infolge äufserer Reize — eine Umbildung zu Blattohren. Indes bleibt ganz unklar, weshalb gerade bei Blasia ein so reich gegliederter Apparat zum Schutz des Vegetationspunktes aufgewendet wird.

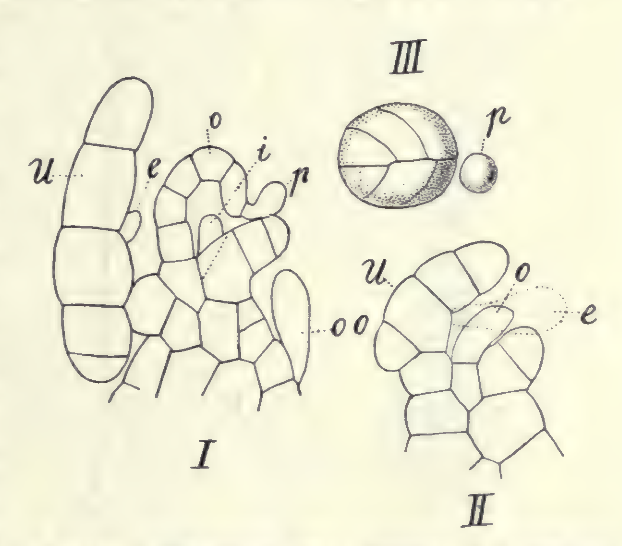


Fig. 154. Blasia pusilla (nach Leitgeb). *I* Längsschnitt durch den Vegetationspunkt, *U* Unterblatt (mit Schleimpapille *e*), *o* Blattohr mit äufserer Papille *p*, sowie innerer *i*, *oo* Papille der Thallusoberseite. *II* Ähnlicher Schnitt, der ein jüngeres Unterblatt getroffen hat. *III* Junges Blattohr, von oben.

2. Die Schuppenbildung bei Blasia mag überleiten zu der Mar-

chantiaceen-Reihe, bei welcher wir als Schutzorgane des Vegetationspunktes fast ausschliefslich Schuppen finden, die aber in sehr verschiedener Zahl und Gestaltung auftreten.

Riccien. Bei keiner Riccia ist Schleimbildung bekannt, die auch bei den Marchantiaceen nur wenig vorkommt. Charakteristisch ist bei Riccia, dafs die Schuppen sich nicht über den Vegetationspunkt herlegen, sondern nur aufsen aufliegen; ein Längsschnitt durch einen Ricciascheitel gewährt in dieser Hinsicht ein anderes Bild als ein Marchantiascheitel. Dies rührt davon her, dafs der Vegetationspunkt der Riccien in einer durch die wulstigen Seitenteile des Thallus gebildeten

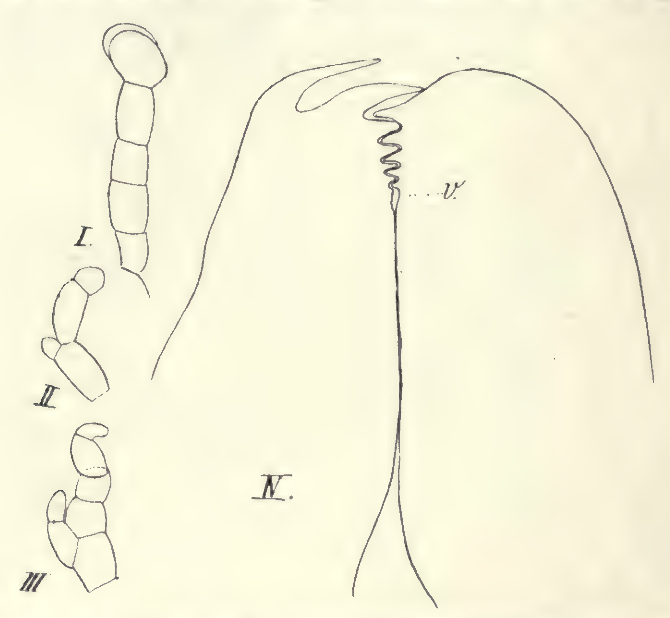


Fig. 155. *I* An der Spitze mit einer „Schleimpapille“ versehene Zellreihe von Mörkia. *II* u. *III* 2 Zellreihen (den Schuppen „gleichwertig“ von Cyathodium cavernarum). *IV* Flächenschnitt von Oxymitra pyramidata, welcher zeigt, wie die Schuppen ineinander verzahnt sind und so die enge, auf den Vegetationspunkt (*v*) zuführende Spalte wirksam nach aufsen abschliefsen.

Rinne liegt, welche nun durch die Schuppen nur nach einer Seite hin verschlossen zu werden braucht, die Oberflächen der aufgestülpten Seitenteile des Thallus liegen einander bei manchen so dicht an, dafs sie mit ihren Zellen ineinander „verzapft“ sind.

Die meisten Riccien haben nur eine in der Mittellinie des Thallus stehende Reihe von Schuppen[1]), die später (mit Ausnahme von R. fluitans) zerrissen werden, schon durch zwischen ihnen festgehaltene Luft wird der Vegetationspunkt gegen Austrocknung geschützt werden, auch ein Eindringen von Wasser ist unmöglich. Bei Riccia lamellosa reichen die Schuppen weit auf die Seitenränder des Thallus hinauf, sie sind in der Mitte ausgebuchtet, was man vielleicht als erstes Anzeichen für das Auftreten von mehr als einer Schuppenreihe, gewissermafsen den Be-

[1]) Gegenteilige Angaben finden sich in der Litteratur nicht selten, aber ohne die allein beweiskräftige entwicklungsgeschichtliche Begründung.

ginn einer Spaltung betrachten kann. Bei Oxymitra pyramidata finden wir zwei Reihen von Schuppen, die, wie Fig. 155 zeigt, einen aufserordentlich dichten Verschlufs der Scheitelspalte bilden, indem sie zahnartig ineinander eingreifen. Da diese Form an trockeneren Standorten als die übrigen Riccien wächst, so ist leicht verständlich, dafs der Vegetationspunkt hier besonders gut geschützt sein mufs. Auf das Verhalten von Riccia natans wird unten zurückzukommen sein, wenn das Verhalten der Schuppen bei Wasserformen besprochen wird.

Die Marchantieen (incl. Corsinia) sind dadurch ausgezeichnet, dafs bei ihnen der Scheitel nicht in einer engen Spalte wie bei den Riccien liegt, sondern in einer flachen Mulde, über welche die Schuppen sich herbiegen (vgl. Fig. 156). Bei Cyathodium, einer Gattung, welche feuchte, schwach beleuchtete Standorte bewohnt, sind statt der Schuppen nur Zellreihen vorhanden (Fig. 155, *II, III*) — ein ausgiebiger Schutz des Scheitels ist hier überflüssig — ebenso verhalten sich z. B. Keimpflanzen von Marchantia. Die Schuppen dieser und anderer Gattungen entstehen unmittelbar hinter dem Scheitel. Die Spitze der jungen Schuppe nimmt die Form eines Keulenhaares an, welches bei Targionia, Sauteria, Dumortiera auch auf dem Rand der Schuppe inseriert bleibt, meist auf der Spitze eines lappenartigen Fortsatzes. Andere dagegen bilden noch vor der völligen Ausbildung der Spitzenpapille an ihrem Grunde auf der untern Seite einen Auswuchs, welcher bald die Papille überwächst und diese auf die Oberseite verschiebt, ähnlich wie dies für die „Amphigastrien“ von Blasia oben angegeben wurde. Dieser die Spitzenpapille überwachsende, anfangs nur aus einer Zelle bestehende Auswuchs bildet sich zu einer Zellfläche aus, welche man als das „Spitzenanhängsel“ bezeichnen kann. Es läfst sich hier besonders schön zeigen, wie die Gestalt des Spitzenanhängsels bedingt wird durch seine Funktion. In Fig. 157 ist der Thallus einer Marchantia-Art von der Unterseite abgebildet, welche ich in der Cordillere von Merida sammelte. Es sind hier zwei Reihen von Schuppen vorhanden, die Mehrzahl derselben trägt noch das Spitzenanhängsel, welches sich von der breiten Schuppe scharf absetzt, auch dunkler gefärbt ist und an seiner Basis eine Einschnürung besitzt, an der die Ränder des Anhängsels nach unten gebogen sind. Diese Einschnürung nun entspricht genau der Weite der Scheitelmulde. Nur die Spitzenanhängsel sind nämlich über den Scheitel hergebogen, sie liegen dort aufeinander wie die Blätter eines Buches. Später werden sie auf die Thallusunterseite verschoben und reifsen dabei leicht ab. Sie sind jetzt funktionslos geworden, ihre Rolle ist ausgespielt. Nicht so die der eigentlichen Schuppen. Diese haben noch eine weitere wichtige Aufgabe. Die der Mittelrippe anliegenden

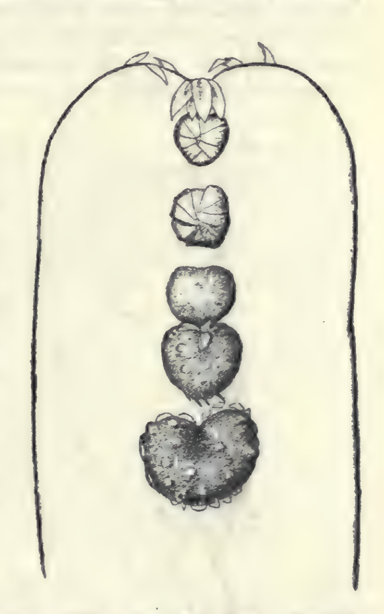


Fig. 156. Plagiochasma Aitonia. Habitusbild einer männlichen Pflanze, von oben gesehen (8 mal vergr.). Über den Vegetationspunkt biegen sich die Schuppen der Unterseite her.

Schuppen bilden nämlich Kanäle, innerhalb deren die Zäpfchenrhizoïden verlaufen, die erst weiter hinten am Thallus in den Boden eindringen. Die Zäpfchenrhizoïden werden durch die Schuppen geschützt (vor Wasserverlust) und zusammengehalten, so dafs — wo sie, wie bei xerophilen Formen, in gröfseren Mengen vorkommen — dochtähnliche Stränge entstehen, in denen das Wasser nicht nur im Lumen der Rhizoïden, sondern auch kapillar, zwischen denselben emporsteigen kann. Besonders auffallend ist diese Beziehung der Schuppen zu den Rhizoïden bei den Arten, welche, wie M. polymorpha, nicht nur die zwei Reihen der Mittelrippe genäherte Schuppen, sondern auch auf der Thallusfläche stehende haben. Es wird nicht überflüssig sein, auf diese Verhältnisse hier einzugehen; unzähligemal ist Marchantia polymorpha abgebildet und beschrieben

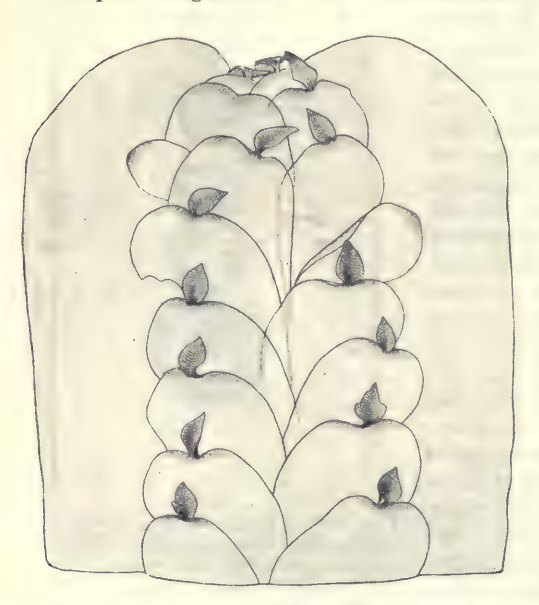


Fig. 157. Marchantia chenopoda (gesammelt in der Cordillere von Merida). Thallusspitze, von unten. Es sind zwei Reihen von Schuppen vorhanden (nur oben links ist noch eine mehr seitlich stehende sichtbar). Jede Schuppe hat ein Spitzenanhängsel, das ursprünglich über den Vegetationspunkt hergebogen ist und später abfällt. 15 mal vergr.

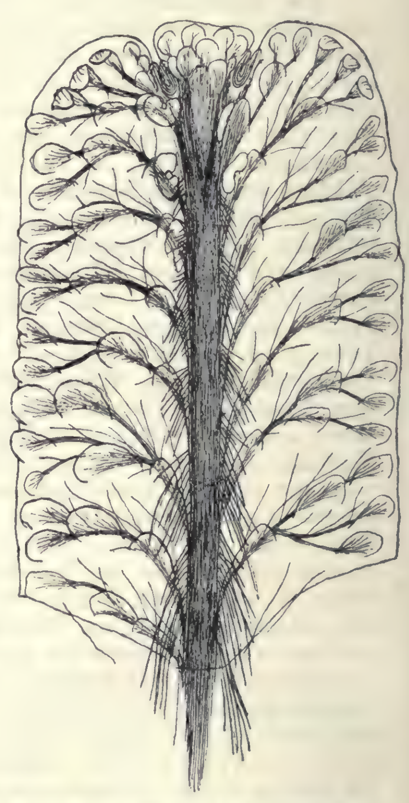


Fig. 158. Marchantia polymorpha. Thallus, von der Unterseite. Der Mittelrippe anliegend ein dichter Rhizoïdenstrang, mit diesem vereinigen sich die meist unter den äufseren Schuppen entspringenden Rhizoidenstränge, einzelne Rhizoiden entspringen auch frei auf dem Thallus. Etwa 5 mal vergr.

worden, aber auf die Rhizoïdenverteilung hat man nicht geachtet. Wir können bei March. polymorpha drei Reihen von Schuppen unterscheiden (vgl. Fig. 158): die Medianschuppen, welche, mit Spitzenanhängseln versehen, denen der in Fig. 157 abgebildeten Art entsprechen, Randschuppen, die über die Thalluswand teilweise hervorragen, und zwischen diesen beiden stehende, sie seien als Intermediärschuppen bezeichnet. Zunächst nun verläuft unter den Medianschuppen ein Rhizoïden-

strang, der „Hauptstrang". Aber wir sehen, wie auch unter (und aus) den Rand- und Intermediärschuppen Rhizoïden entspringen. Diese wenden sich, in dünnere Stränge vereinigt, den Medianschuppen zu und legen sich hier an den Hauptstrang an. Es kommt so ein Strangsystem zustande, das wir einer Berieselungseinrichtung vergleichen können. Die seitlichen Stränge dienen dazu, Wasser den Randpartieen des Thallus zuzuführen, die hier stehenden Schuppen sind der Hauptsache nach lediglich als Schutzorgane und zur Direktion der Rhizoïdenbündel ausgebildet, nicht mehr als Schutzorgane für den Vegetationspunkt. Noch zahlreicher als bei M. polymorpha sind die Schuppen bei M. lamellosa, einer Form, welche die hochgelegenen Teile der nördlichen Cordillere, so u. a. auch den Paramo von Mucuchies bewohnt. Die hier sich findenden Pflanzen haben, wie ich zeigte (S. II), trotz eines oft nassen Bodens vielfach xerophile Charaktere, auch bei der genannten Marchantia-Art dürfte das dichte Schuppenkleid der Thallusunterseite, zwischen dem zahlreiche Rhizoïdenbüschel verlaufen, dazu beitragen, dafs selbst bei gesteigerter Transpiration eine genügende Wasserzufuhr gesichert ist. Aufserdem ist klar, dafs die dichtstehenden Schuppen Wasser kapillar festhalten werden, ähnlich wie dies unten für Aneura endiviaefolia u. a. zu erwähnen sein wird. Vergleichen wir damit Dumortiera. Diese Gattung hat eine Rückbildung ihrer anatomischen Struktur erfahren, welche, wie ich (S. II) nachwies, im Zusammenhang damit steht, dafs sie specifisch hygrophil ist, d. h. an ständig feuchten Standorten, im Sprühregen von Wasserfällen, an Bachufern u. s. w. wächst. Hier finden wir bei D. hirsuta z. B. die Schuppen nur noch als wenig über den Thallus vorspringende Leisten, die den Rhizoïden nicht als Schutz dienen können, es findet sich hier längs der Thallusrippe auch ein Bündel sehr dünner Rhizoïden, aber der merkwürdige, oben von M. polymorpha beschriebene Apparat ist nicht ausgebildet. So sehen wir also, dafs die Ausbildungsform der Schuppen in engster Beziehung zu den Lebensverhältnissen und selbstverständlich auch zu der Gröfsenentwicklung des Thallus stehen, und auch betreffs der Zahl der Schuppen gilt, wie schon aus den soeben mitgeteilten Thatsachen hervorgeht, dasselbe.

Die schmalen Riccien haben e i n e Reihe von Schuppen, die breite Riccia natans mehrere (Fig. 159). Die schmäleren Marchantia-Arten haben zwei Reihen, die breite Marchantia polymorpha mehrere. Ursprünglich sind die Schuppen Schutzorgane des Vegetationspunktes, bei bedeutenderer Entwicklung treten sie mit in den Dienst der Wasserversorgung. Wir sehen, dafs sie Hohlräume bilden, innerhalb deren Haarwurzelstränge verlaufen, und bei Marchantia polymorpha tritt in besonders schöner Weise hervor, wie dadurch auch die Randpartieen des Thallus mit Wasser versorgt werden; auch in den Strahlen der männlichen Infloreseenz verläuft zwischen den Schuppen ein Rhizoïdenbündel und führt so Wasser zu.

Vermutlich sind sie auch hier ursprünglich aus Zell r e i h e n hervorgegangen. Darauf deutet, aufser Cyathodium, auch das Verhalten von Corsinia hin, deren Ventralschuppen einen aus einer Zellreihe endigenden Fortsatz besitzen, der ihr ältester Teil ist. Denselben Entwicklungsgang können wir bei den anelateren Lebermoosen (Sphaerocarpus, Riella[1]) verfolgen. Erstere besitzt Schleimpapillen, die auf einer Zellreihe sitzen. Bei Riella sehen wir an Stelle derselben vollständig blattähnliche chloro-

---

[1]) Diese stellen meiner Ansicht nach die untersten Glieder der Marchantiaceen-Reihe dar, der sich auch Monoclea in einigen Punkten nähert.

phyllhaltige Schuppen, die nicht mehr nur als Schutzorgane für den Vegetationspunkt, sondern auch als Assimilationsorgane dienen (Fig. 139, die „Blätter"). Dies hängt zusammen einerseits mit der Richtung des Thallus, welche diese Schuppen der Beleuchtung aussetzt, andererseits mit der Wirkung des Wasserlebens. Dafs dieses in der That eine Rolle spielt, zeigt Riccia natans, deren Wasserform grofse, stark entwickelte Ventralschuppen hat, die auch chlorophyllhaltig sind. Sie haben hier offenbar dieselbe Bedeutung wie die Wasserblätter von Salvinia;



Fig. 159. Riccia natans. Querschnitt durch die Spitze eines vor kurzem gegabelten Thallus. Im Gewebe grofse Lufträume, auf der Unterseite die Schuppen; diese treten hier an jedem Vegetationspunkt in aus je drei Schuppen bestehenden Reihen auf, die seitlichen jeder Reihe greifen später über die mittleren über.

sie vergröfsern die wasseraufnehmende Fläche, geben der schwimmenden Pflanze mehr Halt und schützen sie durch die Sekrete, welche sie enthalten, gegen den Angriff von Wassertieren, auch können sie, vermöge ihres Chlorophyllgehaltes bei der Assimilation mitwirken. Bei der Landform sind sie viel weniger entwickelt, sie kommen hier offenbar der Hauptsache nach nur als Schutzorgane für den Vegetationspunkt in Betracht. Sie bilden bei der Wasserform vor dem Vegetationspunkt einen Schopf, der Luft festhält und die Scheitelregion vor der Berührung mit Wasser schützt. So zeigt uns ein Vergleich von Riccia natans und Riella in dem Verhalten der Ventralschuppen eine interessante Parallele. Diese als

Assimilationsorgane bei manchen Riella-Arten wesentlich mit in Betracht kommenden „Schuppen“ kann man schon als Blätter bezeichnen.

Riccia fluitans dagegen, die auch im Wasser lebt, hat ihre Schuppen nicht in dieser Weise mit einer neuen Funktion bereichert. Dies steht, wie es scheint, damit im Zusammenhang, dafs diese Form mehr dem submersen Leben angepafst ist, was sich auch in ihrer anatomischen Struktur ausspricht, während R. natans auf dem Wasserspiegel schwimmt und Wasser durch die Schuppen mit aufnimmt, wird bei dem feinen, reichgeteilten Thallus von R. fluitans (Fig. 142) die Wasseraufnahme durch den ganzen Vegetationskörper erfolgen können; im Zusammenhange damit sind die Schuppen wie bei den Landformen nur als Schutzorgane des Vegetationspunktes entwickelt.

Eine andere Reihe von Anhangsorganen sind diejenigen, welche an Gestalt und Entstehung mit den Blättern der „foliosen“ Formen so grofse Ähnlichkeit zeigen, dafs wir sie ebenfalls als Blätter bezeichnen können.

Blätter nennen wir diese Anhangsorgane, wenn sie in bestimmt geregelter Reihenfolge am Vegetationspunkt angelegt werden und in Gestalt und Funktion der Hauptsache nach übereinstimmen mit den Blättern der Formen, bei denen man seit alter Zeit von Blättern spricht[1]).

Gegen die Bezeichnung der hier zu besprechenden Organe als Blätter ist von manchen Lebermoos-Systematikern Einspruch erhoben worden. Stephani[2]) z. B. meint, die Blätter von Treubia, Symphyogyne u. a. seien keine Blätter, sondern „Laublappen“ (der gänzlich überflüssige, schon subfossile Ausdruck „Laub“ [= frons] statt Thallus sollte ganz fallen gelassen werden). Dem gegenüber ist zu bemerken, dafs diese „Laublappen“ sich in keinem einzigen wesentlichen Merkmal von den „Blättern“ der foliosen Formen unterscheiden. Sie würden das thun, wenn sie etwa als regellose Auswüchse am Thallusrand entstehen würden, aber dies ist, wie Leitgeb für Blasia, ich für Treubia und Symphyogyne gezeigt haben, nicht der Fall; und etwa die Blätter der Calobryaceen „Laublappen“ nennen zu wollen, wäre doch ganz widersinnig!

Es ist charakteristisch, dafs die Blattbildung bei den Lebermoosen in einer ganzen Anzahl von Reihen unabhängig voneinander entstanden ist. Die sogenannten „foliosen“ Formen im engeren Sinne (die akrogynen) sind nur eine dieser Reihen, aufser der in der Jungermanniaceen-Gruppe noch mehrere sich nachweisen lassen. Wenn wir von den oben besprochenen Ventralschuppen der Marchantieen und Riellen absehen (welche man, wie oben erwähnt, bei Riccia natans und Riella als „Blätter“ immerhin auch bezeichnen könnte), so hat nur die Marchantieen-Reihe, soweit wir bis jetzt wissen, es zur Blattbildung nicht gebracht, auch die Anthoceroteen nur in wenigen Fällen und auch dann nur in verhältnismäfsig unvollkommener Weise. In der Gattung Anthoceros selbst finden wir blattähnliche Anhängsel am Thallus scheinbar bei Anth. fimbriatus G. (Fig. 180), den ich in der Cordillere von Merida fand. Die einschichtigen, krausen Anhängsel des mehrschichtigen Thallus sind hier aber in Wirklichkeit hervorgegangen aus den bei der Verzweigung entstehenden Mittellappen (vgl. Fig. 144). Es findet eine häufige Teilung der Vegetationspunkte statt, die aber mit einer entsprechenden Zweigbildung verknüpft ist. Denn viele von den Vegetationspunkten, die bei der Teilung entstanden sind, bleiben in der Entwicklung stehen, die Scheitelzelle ver-

[1]) Vgl. die Bemerkungen im allgemeinen Teil § 3.

[2]) Treubia insignis Goebel, Hedwigia 1891 p. 190 ff.

liert ihren reichen Plasmagehalt und tritt später nicht mehr besonders hervor. Die Mittellappen aber vergröfsern sich und werden zu den krausen Anhängseln, die bei Besprechung der Wasseraufnahme unten zu erwähnen sein werden. Dagegen zeigen einige Dendroceros-Arten einen Ansatz zur Blattbildung, der auch hier mit der Wasserversorgung zusammenhängt.

SPRUCE hat einen Dendroceros foliatus beschrieben, den ich näher untersuchte[1]). Wie das Habitusbild (Fig. 181) zeigt, besitzt die Pflanze eine Anzahl verhältnismäfsig grofser, kapuzenförmiger Bildungen, von denen wir zweierlei unterscheiden können. Die einen, in der Fig. 160 mit *M* bezeichnet, entsprechen den bei der Verzweigung entstehenden Mittel-

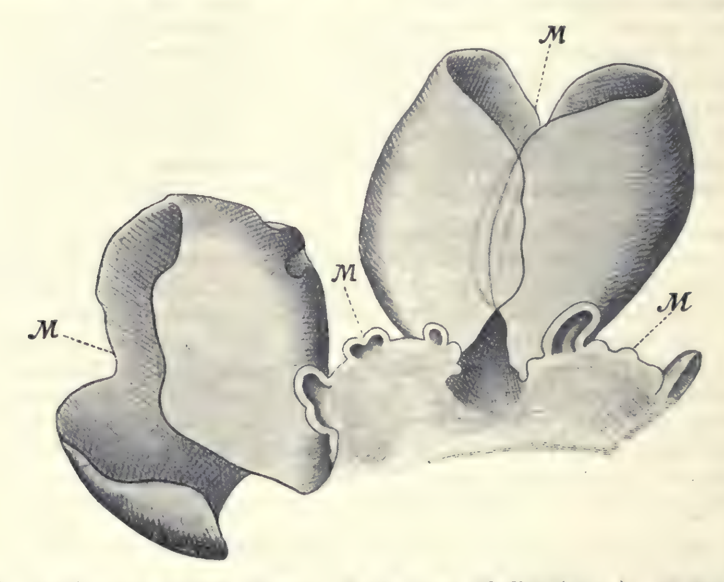


Fig. 160. Dendroceros foliatus SPRUCE. Spitze eines Thallus (vergr.). *M* Mittellappen verschiedenen Alters (an den links stehenden oben rechts die Lochbildung sichtbar). Aufser diesen kommen als seitliche Sprossungen am Vegetationspunkt entstehende, etwas schief gestellte Kapuzen, die „Blätter", vor.

lappen, diese sind kenntlich an einer tiefen Einsenkung an ihrem Rande, welche den Beginn einer Teilung darstellt. Aufserdem aber kommen auch einfache Kapuzen vor. Diese entstehen als selbständige Auswüchse am Vegetationspunkt und werden später auf ihrer Unterseite hohl. Indes sind diese „Blätter" nicht an der Mittelrippe angeheftet, sondern durch den wenig hervortretenden flügelartigen Teil des Thallus miteinander verbunden. Ähnlich verhält sich D. inflatus[2]), und auch Dendr. crispus zeigt in seinen Laminarfalten eine Annäherung an die Blattbildung; wenn diese Laminarfalten flach wären, so würden sie den Blättern von Blasia gleichen. Ihre Entstehung ist biologisch leicht verständlich. Daran schliefsen sich die horizontal eingefügten Blätter an,

---

[1]) Herr Prof. BALFOUR in Edinburgh war so freundlich, mir SPRUCEsche Originalexemplare anzuvertrauen (vgl. SPRUCE, Hepaticae amazonicae et andinae).

[2]) Vgl. G. KARSTEN, Morphol. u. biol. Unters. über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg Vol. XII p. 125 ff.

wie wir sie bei verschiedenen Jungermannieen treffen. Es sei zunächst das Verhalten in dem Verwandtschaftskreise Blyttia-Symphyogyne erwähnt[1]).

Die meisten Blyttia-Arten sind mit einem ungegliederten Thallus versehen (vgl. Fig. 219). Die in Fig. 161 abgebildete Art besitzt Anfangsorgane in Gestalt von Zellfäden, die sich teils nach oben, teils nach unten über den Vegetationspunkt herlegen und so eine Art Schutz desselben darstellen. Zuweilen sitzen sie auch auf über den Rand des Thallus vorspringenden Lappen. Dies steigert sich bei andern Arten. So zeigt Fig. 146 einen deutlich in einzelne blattähnliche Abschnitte gegliederten Thallus. Die Gliederung wird aber leicht wieder aufgegeben, der Thallus kann, wie die Abbildungen zeigen, mit einfachem Rande weiter wachsen. Schärfer ist die Ausgliederung der Blätter bei Symph. dioïca (Fig. 162), sie reicht hier fast bis zur Mittelrippe. Die Blätter sind annähernd horizontal gestellt, einschichtig und endigen mit einer kurzen Papille oder einer zwei-

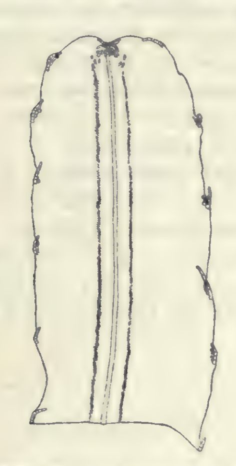


Fig. 161. Blyttia longispina. Thallusspitze, etwa 8mal vergr. Am Rande seichte, in eine lange Zellreihe endigende Einbuchtungen, die ersten Andeutungen von Blättern.



Fig. 162. Symphyogyne (Amphibiophytum dioïcum H. Karsten). Habitusbild einer Pflanze mit zwei noch nicht ganz reifen Sporogonien (sie sind noch in der Calyptra eingeschlossen).

zelligen Zellreihe. Sie entstehen ebenso wie die oben erwähnten „Zähne" in gesetzmäfsiger Reihenfolge aus Scheitelzellsegmenten am Vegetationspunkt (vgl. die a. a. O. gegebenen Abbildungen). Auch hier kann aber bei jugendlichen Sprossen die Blattbildung noch ganz zurücktreten, sie sitzt gewissermafsen in allen diesen Fällen noch nicht fest. Die Hauptsache ist, dafs die Aussprossungen am Vegetationspunkt in regelmäfsiger Reihenfolge angelegt werden. Ob sie dann als gesonderte Blätter oder als kleine Anhängsel hervortreten, hängt ab von ihrem Wachstum und dem der Thallusachse selbst; je nach der Stärke des einen dieser Prozesse erhalten wir bei wesentlich gleicher Anlage am Vegetationspunkt ein beblättertes Stämmchen oder einen Thallus mit Anhängseln, wie er oben von Blyttia longispina geschildert wurde.

Auch Blasia (Fig. 163) und die ihr nahe verwandte Gattung Cavicularia St. besitzen horizontal eingefügte Seitenblätter, die bei Blasia von dem flachen, der Sprofsachse anderer Lebermoose entsprechenden Teile noch nicht scharf abgegliedert sind; am meisten tritt die Blattbildung noch bei schmächtigen Pflänzchen hervor. Ein Nutzen der Blattbildung gegen-

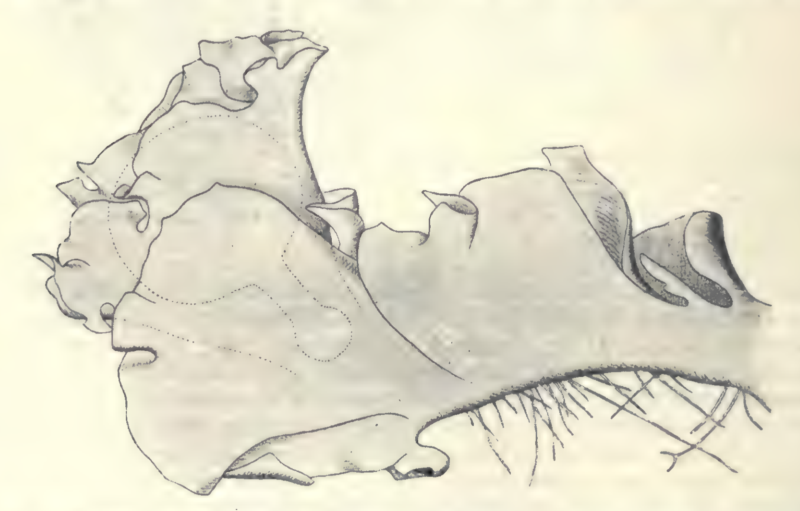
[1]) Vgl. Goebel, Archegoniatenstudien III Flora 1893 p. 98 ff.

über einem ungegliederten Thallus ist bei den mit horizontalen Blättern versehenen Formen kaum abzusehen. Wo die Blätter schief oder quer zur Längsachse stehen, kommt in Betracht einmal der Schutz des Vegetationspunktes, da jetzt erst eine wirkliche Knospenbildung eintreten kann — die bei den mit horizontalen Blättern versehenen Formen nur sehr unvollkommen ist —, und aufserdem können die Blätter jetzt, ähnlich wie bei Dendroceros foliatus u. a. zum Wasserfesthalten dienen; auch ermöglicht natürlich das regelmäfsige Auftreten einer Anzahl von scharf abgegrenzten Organen die Anpassung derselben an bestimmte Funktionen. Die beblätterten Formen gehören teils zu den anakrogynen — die in die Verwandtschaft der thallosen gehören —, teils zu den akrogynen. Zunächst seien von den ersteren einige Beispiele aufgeführt.



Fig. 163. Blasia pusilla, 2 mal vergr. Mit geöffneten Sporogonien (s) und Rhizoïden (r). (Lehrb.)

Fossombronia besitzt zwei Reihen schief gestellter Seitenblätter (vgl. Fig. 164), welche dem Thallus ein krauses Aussehen geben, und demzufolge sehr geeignet sind, Wasser festzuhalten. Die mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsende Sprofsachse ist auf der Oberseite stark abgeflacht. Auf ihrer Bauchseite (auf welche die Blattränder kaum merklich übergreifen) finden sich schleimabsondernde Keulenpapillen, welche nicht selten — infolge von Wachstum und Teilung ihrer Tragzellen — auf die Spitze eines blattähnlichen Schüppchens zu stehen kommen, ein Vorgang, der deshalb von Interesse ist, weil er eine Stütze für die oben entwickelte Anschnürung betreffs der Entstehung der „Amphigastrien“ von Blasia etc. ist. Auf der Rückenseite greifen die Blattränder fast bis zur Mitte über, und hier stehen auch die Geschlechts-


Fig. 164. Fossombronia tuberifera Goebel. Seitenansicht einer zweizeilig beblätterten fruktifizierenden Pflanze, 18fach vergr.

organe. Bei Androcryphia und Petalophyllum ist die Blattbildung eine ähnliche, die Scheitelzelle ist hier „dreiseitig pyramidal" wie bei den akrogynen Formen, nur greifen hier die Blätter sehr wenig nach der Rückenseite über; auf der Unterseite besitzt Androcryphia Schleimpapillen.

Das gröfste aller hierhergehörigen Lebermoose ist die von mir in Java aufgefundene Treubia insignis. Sie besitzt zwei Reihen grofser seitlicher Blätter, dagegen auf der Unterseite keine Spur von Anfangsorganen. Die Sprofsachse tritt zwischen den Blättern gewöhnlich nicht hervor, nur an jungen und schmächtigeren Exemplaren sind Internodien vorhanden (vgl. den unteren Teil von Fig. 165). Die über 1 cm Länge erreichenden Blätter stehen annähernd horizontal, an der Basis sind sie mehrschichtig, weiter oben einschichtig, der Vorderrand der Blätter steht tiefer als der Hinterrand, und bei dichter Blattstellung wird er von dem Hinterrand des nächstjüngeren Blattes gedeckt, die Blattdeckung ist also eine „unterschlächtige".

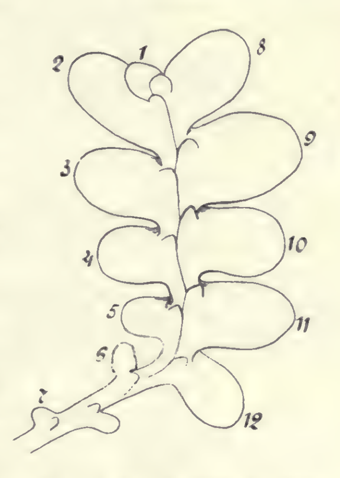


Fig. 165. Treubia insignis Goebel. Junge Pflanze, von oben (1½fache Naturgröfse). Die Blätter nicht nach dem Alter beziffert. Der hintere Rand von Blatt 2 greift deutlich über die Anheftungsstelle des Vorderrandes von Blatt 3 über. Neben jedem Blatte steht (nahe dem Vorderrande desselben) eine Schuppe, deren Insertion sich kammartig nach hinten verlängert. Unter der Schuppe stehen die Sexualorgane (wenn diese da sind). Nach unten hin, wo die Blätter kleiner werden, wird der Kamm undeutlich, der Stamm, auf dem die Schuppen inseriert sind, tritt deutlich hervor.

In seiner Abhandlung[1]) „Treubia insignis Goebel" hat Stephani eine Anzahl von Angaben gemacht, die unzutreffend sind und zu einer Auffassung dieser Pflanze geführt haben, die schon durch meine entwicklungsgeschichtlichen Angaben widerlegt war. Es ist, wie auch Fig. 165 zeigt, nicht richtig, dafs „die beiden sich deckenden Ränder zweier benachbarter Blätter aus einem Punkte entspringen". Vielmehr steht, wie ich auch bei erneuter Untersuchung bestätigt finde, der vordere Rand jedes Blattes tiefer als der hintere des nächstjüngeren. Es sind wirkliche unterschlächtige Blätter vorhanden, nicht, wie St. meint, „Laublappen". St. citiert auch nicht richtig, wenn er sagt: „G. schreibt, die Mittelrippe hätte einen cylindrischen Querschnitt." Ich habe aber gesagt: „Das Stämmchen tritt zwischen den Blättern gewöhnlich nicht hervor, an jüngeren und schmächtigen Exemplaren sowie an der Basis der Seitenzweige findet man aber deutliche Internodien, und hier zeigt der Stengel annähernd cylindrischen Querschnitt." Den hat er auch. Ebenso ist es unrichtig, was St. über die Dorsalschuppen annimmt. Diese finden sich hier auch da, wo keine Geschlechtsorgane sind (wie auch aus meiner Arbeit schon zu entnehmen war). St. geht bei der Definition des Begriffes „Blatt" ausschliefslich aus von den foliosen akrogynen Formen. Dies ist unzulässig. Die Blattbildung ist, wie wir sahen, in verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Lebermoose wiederholt aufgetreten.

---

[1]) Hedwigia 1891 p. 191.

Auf dem Rücken des Stämmchens stehen zwei Reihen von Schuppen (neben jedem Blatte, und mit seiner Insertion auf dasselbe übergreifend eine), deren hintere Teile einen zickzackförmigen Kamm bilden (Fig. 166).



Fig. 166. Treubia insignis GOEBEL. Habitusbild einer Pflanze (nat. Gröfse), von oben gesehen. Mit einem Sporogon, etwas kleiner als nat. Gr.

Sie decken die Geschlechtsorgane (und die Brutknospen), wo solche vorhanden sind, und tragen namentlich auch zum Schutze des Vegetationspunkts wesentlich bei, der übrigens auch von Schleim eingehüllt ist. Dieser verdankt seinen Ursprung Schleimpapillen, welche an einer flügelartigen Wucherung des unteren Blattrandes stehen und so die centralen Schleimpapillen anderer Lebermoose ersetzen, resp. überflüssig machen[1]).

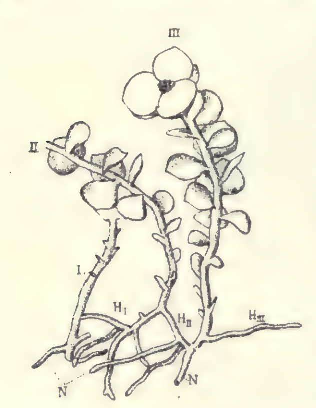


Fig. 167. Calobryum Blumii. Habitusbild einer weiblichen Pflanze in nat. Gr. *H* Ausläufer, die zugleich als Wurzeln dienen, und sich teilweise zu (sympodial) verketteten Laubsprossen erheben; *N* Nebenausläufer.

Mit Treubia vielleicht verwandt ist die einzige Lebermoosgruppe, welche orthotrope Sprossen hervorbringt, die der Calobryaceen[2]), gebildet vom Calobryum und Haplomitrium. Fig. 167 zeigt ein Habitusbild von Calobryum. Von einem sympodial gebauten Rhizom erheben sich dreizeilig beblätterte Sprosse; die Blätter sind wie die von Treubia an ihrer Basis mehrschichtig und tragen wie diese Schleimpapillen, die sich hier aber auch auf der cylindrischen Sprofsachse selbst finden. Die Calobryaceen stellen die höchste Entwicklungsstufe der „anakrogynen“ Lebermoose dar. Dies spricht sich auch namentlich darin aus, dafs die Sprosse, welche die Sexualorgane tragen, terminale Gruppen von Antheridien und Archegonien besitzen, worauf bei Besprechung der Stellung der Geschlechtsorgane zurückzukommen sein wird. Aufserdem ist hier die cylindrische Sprofsachse scharf von den vollständig quer zu ihr inserierten Blättern ab-

[1]) Blattbürtige Schleimpapillen finde ich auch bei Fossombronia caespitiformis.

[2]) Vgl. GOEBEL, Calobryum Blumii, Ann. du jardin botanique de Buitenzorg Vol. IX p. 11 ff. Ich habe hier nachgewiesen, dafs das bis dahin ganz rätselhafte Calobryum mit Haplomitrium in eine Gruppe gehört, die ich Calobryaceen genannt habe. Die Änderung in „Haplomitriaceen“, die ein neuerer Kompilator vorgenommen hat, ist eine ganz willkürliche.

gegrenzt, es ist ein durchaus typischer beblätterter Sprofs vorhanden. Dabei ist von Interesse, dafs gelegentlich sich anisophylle Sprosse finden [1]). Die Blätter auf der einen Seite sind um die Hälfte kleiner als die anderen und können sogar gelegentlich fast ganz verkümmern, während die beiden anderen Blattreihen schief, nicht quer inseriert waren. Dieser Fall ist von erheblichem Interesse, weil er als ein offenbar durch äufsere Faktoren bestimmtes und deshalb dem Experimente zugängliches Vorkommen diejenige Ausbildung der Blätter darstellt, die bei den akrogynen foliosen Lebermoosen die herrschende ist.

Hier haben wir auch ein meist mit dreiseitig pyramidaler Scheitelzelle [2]) wachsendes, typisch dreireihig beblättertes Stämmchen, aber die ventrale Blattreihe der Amphigastrien besteht aus Blättern, die kleiner sind als die beiden seitlichen. Das hängt damit zusammen, dafs hier in der vegetativen Region nur plagiotrope Sprosse vorkommen, abgesehen von solchen, die Brutknospen bilden. Die Amphigastrien sind zuweilen auf haarförmige Bildungen reduziert oder fehlen ganz, wie bei Jungermannia bicuspidata, wo sie übrigens gelegentlich, aber selten, auftreten. Ein solches Auftreten ist ganz ausgeschlossen bei Physiotium, dessen Sprofsachsen eine zweischneidige Scheitelzelle haben, also nur die Segmente anlegen, aus denen Seitenblätter hervorgehen [3]). Charakteristisch ist, dafs an den orthotropen Sexualsprossen die Amphigastrien auch da auftreten, wo sie den vegetativen fehlen, und denselben Fall habe ich früher (I p. 81) für die orthotrope Brutknospen tragenden Sprosse von Calypogeia nachgewiesen.

Bei den meisten Formen sind die Blätter einschichtig, doch kommen mehrschichtige z. B. bei Gottschea pachyphylla und einigen anderen vor, wo die Mehrschichtigkeit vermutlich dieselbe Bedeutung hat wie die Blattsukkulenz bei den höheren Pflanzen. Ein Mittelnerv ist meist nicht vorhanden. Wo ein solcher bei schwacher Vergröfserung scheinbar sich darbietet, handelt es sich um Zellen mit eigentümlichem, von dem der anderen Blattzellen abweichendem Inhalt (so z. B. bei Frullania Tamarisci); vielleicht handelt es sich dabei — was näher zu untersuchen wäre — um eine Anhäufung von Ölkörpern).

Eine Andeutung eines mehrschichtigen Nerven findet sich bei Scapania und Plagiochila-Arten und bei Jungerm. albicans [4]).

Charakteristisch ist die frühzeitig auftretende, bei manchen aber später wieder verwischte Teilung des Blattes in zwei Hälften, die ein Spitzenwachstum, wie es bei den Laubmoosblättern vorhanden ist, von vornherein ausschliefst. Dem entspricht auch die bei vielen Jungermannieen im fertigen Zustand deutlich sichtbare Zweilappigkeit der Blätter, wobei Oberlappen und Unterlappen der Seitenblätter, nicht aber der Amphigastrien, häufig von sehr verschiedener Form und Gröfse sind. Durch diese Zweiteilung unterscheiden sich die Blätter der akrogynen Formen auch von denen aller anakrogynen. Die Auswüchse, die in Gestalt von Lamellen, Papillen usw. sich auf den Blättern mancher Formen finden, sollen bei Besprechung der Einrichtungen zur Wasseraufnahme Erwähnung finden.

Schon im allgemeinen Teile geschildert wurde die bei vielen Formen auftretende Verschiebung, die so weit gehen kann, dafs die Seitenblätter

---

[1]) A. a. O. p. 16, vgl. auch T. I p. 87.

[2]) Betreffs der Gestalt derselben vgl. I p. 87.

[3]) Vgl. Fig. 187, *1* und Flora 1893 p. 445 ff.

[4]) Vgl. Morin, Anatomie comparée de la feuille des Muscinées. Thèse. Rennes 1893.

horizontal eingefügt erscheinen. Es ist dies allerdings nicht allgemein der Fall; wo keine eigentliche Blattfläche ausgebildet ist, sondern das Blatt wesentlich nur aus Zellreihen besteht, wie bei J. trichophylla, Lepidozia bicruris, Arachniopsis, unterbleibt die Verschiebung. Schon dies läfst darauf schliefsen, dafs es sich um eine Verschiebung handelt, die zur Herstellung einer günstigen Assimilationsfläche in Beziehung steht, und zwar wird diese Verschiebung bei manchen Formen, z. B. J. bicuspidata, wie ich gezeigt habe[1]), direkt durch das Licht bewirkt, bei andern ist sie erblich geworden.

Fig. 168. Lepicolea cavifolia. Habitusbild einer Pflanze, von unten, die seitlichen Äste zu Flagellen ausgewachsen, die mit reduzierten Blättern besetzt sind; etwa 3mal vergr.

„Verwachsungen" der Blätter (entweder der beiden einander annähernd gegenüberstehenden Blätter oder dieser beiden und des entsprechenden Amphigastriums) kommen bei verschiedenen Arten vor, ohne dafs bis jetzt eine biologische Bedeutung dieser Erscheinung ersichtlich wäre (so bei Plagiochila connexa und conjugata, Chiloscyphus-Arten u. a.).

Sehr merkwürdig ist die Thatsache, dafs es beblätterte Jungermannieen giebt, deren Vegetationskörper gewissermafsen auf die Gestalt eines Thallus zurückgesunken ist. Dies ist der Fall bei Cephalozia (Pteropsiella) frondiformis. Der Vegetationskörper dieses Lebermooses stellt, wie schon der Artname besagt, einen flachen, bandförmigen Thallus dar, von dem beblätterte, die Sexualorgane tragende Äste entspringen. Wie meine Untersuchungen ergeben haben[2]), entspricht indes der scheinbare Thallus einem beblätterten Sprofs, dessen horizontal gestellte Seitenblätter miteinander verschmolzen sind oder, was auf dasselbe hinauskommt, auf einer flügelförmigen Wucherung des Stämmchens stehen. Man findet auch Übergangsformen vom „Thallus" zum beblätterten Stämmchen.

---

1) Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzber. der Kgl. Bayr. Ak. der Wiss. math. physik. Klasse 1896.
2) Über rudimentäre Lebermoose, Flora 1893.

Ähnlich ist es bei der Gattung (resp. Sektion von Cephalozia) Zoopsis (vgl. Fig. 227). Auch hier sind die Blätter nur als kleine Anhängsel des Stämmchens ausgebildet. Die abgeflacht-grofszellige Dorsalseite desselben besorgt die Assimilation, eine genaue Untersuchung des Vegetationspunktes ergiebt aber, dafs hier dieselben Verhältnisse sich finden wie bei andern foliosen Formen, und die Sexualsprosse haben auch wohlentwickelte Blätter.

In anderer Weise findet eine Reduktion der Blätter statt bei den Sprossen, die als „Flagellen" und als Ausläufer, resp. Rhizome ausgebildet sind. Unter Flagellen versteht man Sprosse mit dünnen, langen Sprofsachsen und reduzierten Blättern. Bei Lepidozia, Lepicolea u. a. können gewöhnliche Seitensprosse sich zu Flagellen entwickeln. Diese sind reich an Rhizoïden und dienen offenbar als Befestigungsapparate, ähnlich wie wir sie oben von einigen Aneura-Arten kennen gelernt haben. Bei Mastigobryum sind diese Flagellen ventralen Ursprungs. Die Sprosse wachsen hier nicht dem Substrate angeschmiegt, sondern schief aufsteigend. Die Flagellen haben genau dieselbe Funktion wie die Wurzelträger der Selaginellen, sie führen der Pflanze Wasser und darin gelöste Stoffe aus dem Substrate zu, und sie können wie die übrigens ganz blattlosen Wurzelträger der Selaginellen zur Umbildung in beblätterte Sprosse künstlich veranlafst werden.



Fig. 169. Lembidium dendroïdeum. Habitusbild einer freipräparierten Pflanze, 4 mal vergr. Die oberirdischen Sprofssysteme schief aufsteigend und mit den Enden eingekrümmt. *A* Antheridienäste an der Basis der Sprofssysteme. Diese sind mit wurzelähnlichen unterirdischen Sprossen versehen, an einem derselben der Knollensprofs *B*. — (Der älteste oberirdische Sprofs ist der am meisten rechts stehende abgebrochene Stummel.)

Auch bei Lembidium dendroïdeum (Fig. 169) treffen wir schief aufsteigende Sprofssysteme, die keine Rhizoïden entwickeln. Diese finden sich dagegen an den in das Substrat eindringenden und auf demselben kriechenden, mit reduzierten Blättern versehenen Sprossen, von denen die in das Substrat eindringenden äufserlich ganz wurzelähnlich aussehen (vgl. die Figurenerklärung). Bei vielen Plagiochila- und Bryopteris-Arten (Fig. 170) sind die Sprosse in ihrem untern Teile dem Substrat angeschmiegt und erheben sich in ihrem oberen frei. Ebensowenig wie bei der Ent-

stehung der Flagellensprosse wissen wir, welche äufseren Faktoren etwa auf die Entstehung dieser Sprofsformen von Einflufs sind.

Von sonstiger Arbeitsteilung unter den Zweigen eines Sprofssystems (abgesehen von den Trägern der Sexualorgane) ist zu erwähnen das Vorkommen von Langtrieben und Kurztrieben, das ja auch bei den thallosen Formen sich findet, es tritt dies bei Bryopteris filicina deutlich hervor (Fig. 170). Knollenbildung, wie sie bei thallosen Formen anzuführen sein wird, ist bei foliosen akrogynen bis jetzt nicht bekannt (vgl. jedoch Fig. 169, bei *B*).

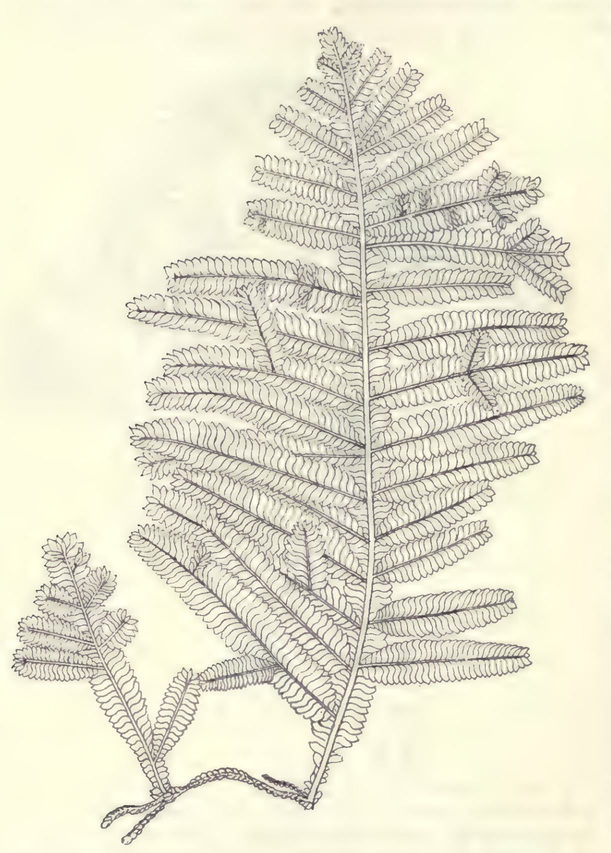


Fig. 170. Bryopteris filicina. Habitusbild. Die Sprosse, in einer Ebene verzweigt, treiben an der Basis mit reduzierten Blättern versehene Ausläufer, welche sich zu neuen Sprofssystemen erheben können und zugleich für die Befestigung sorgen. 4 mal vergr.

Es erübrigt noch anzuführen, in welcher Beziehung die Verzweigung zur Blattbildung steht. In keinem Falle ist sie eine „axilläre“. Wie aus dem Obigen hervorgeht, sind, dem dorsiventralen Charakter [1]) der beblätterten Jungermannieen entsprechend, die Äste entweder laterale oder ventrale, ganz ebenso wie bei den thallosen, ebenfalls dorsiventralen Formen. Nur bei Anomoclada [2]) erscheinen die Äste auf der Rückseite der Sprosse. — Bei der lateralen Verzweigung sehen wir, dafs die Zweigbildung teilweise auf Kosten eines Seitenblattes geschieht. Untersucht man z. B. bei Frullania dilatata ein Blatt, an dessen Grunde ein Seitensprofs entspringt, so zeigt sich, dafs diesem Blatte sein unterer Teil, das „Blattohr“ fehlt, und an dessen Stelle ein Sprofs seinen Ursprung nimmt. Während sonst das ganze seitenständige Segment zur Blattbildung beansprucht wird — zuweilen werden einige Zellen zur Bildung der freien Stammoberfläche verwandt —, wird hier die „bauchständige Hälfte“ des Segmentes zur Zweigbildung verwendet, es bleibt zur Blattbildung nur die

[1]) Vgl. I p. 80.
[2]) Deren Verzweigung entwicklungsgeschichtlich näher zu untersuchen wäre.

obere Hälfte übrig. Nur graduell davon verschieden ist die Zweiganlage im „basiskopen Basilarteil" des Segmentes, d. h. die Blattbildung aus dem Segment ist hier vollständig, und nur eine Zelle im untern (basiskopen) Teil des Segmentes wird zur Scheitelzelle der Astanlage, die man also z. B. bei Radula complanata unterhalb eines vollständig ausgebildeten Blattes findet.

Die Seitensprosse mancher Arten können sich zu Ruheknospen gestalten. So bei Lejeunia, wo die drei ersten Blätter des Seitensprosses zu einer Hülle zusammenschliefsen, welche die auf unbestimmte Zeit ruhende Sprofsanlage umgiebt und erst bei deren Weiterentwicklung durchbrochen wird. Dies führt über zu der (nach Leitgeb) endogenen Entstehung der ventralen Seitensprosse mancher Arten. So bilden sich nach diesem Forscher die Flagellenäste von Mastigobryum aus einer unmittelbar unter der Aufsenzelle gelegenen Zelle, ebenso die Fruchtäste derselben Pflanze, sowie die von Lepidozia, Calypogeia u. a. Eigentümlich ist die Zweigbildung von Lophocolea bidentata und Jungermannia bicuspidata. Sie erfolgt fast ausschliefslich ventral, die endogen angelegten Äste breiten sich dann aber zu beiden Seiten des Hauptstämmchens auf dem Substrat aus, so dafs das Verzweigungssystem denselben Habitus zeigt wie ein aus lateraler Zweigbildung hervorgegangenes.

Es erübrigt uns noch, nachdem wir die Gestaltungsverhältnisse des Vegetationskörpers kennen gelernt haben, einen Blick zu werfen auf die Organe, die ihn dem Substrate anheften und ihm wenigstens bei manchen Formen auch Wasser und darin gelöste Stoffe zuführen. Es sind dies die

Rhizoïden (Haarwurzeln). Allen Lebermoosen — sowohl den thallosen als den foliosen — gemeinsam ist der Besitz einzelliger Haarwurzeln oder Rhizoïden, im Gegensatz gegen die Laubmoose, die stets gegliederte (aus einer Zellreihe bestehende) Rhizoïden haben. Die Aufgabe dieser Rhizoïden ist eine verschiedene, bei manchen Lebermoosen sind sie offenbar nur Haftorgane (so bei einigen epiphytisch lebenden foliosen Formen), bei anderen sind sie zugleich Haftorgane und wasseraufnehmende. Nur bei wenigen Formen fehlen die Rhizoïden ganz, und es lassen sich dafür auch Gründe angeben. So sind z. B. die Calobryaceen (Calobryum und Haplomitrium) rhizoïdlos[1]). Sie besitzen, wie oben erwähnt (vgl. Fig. 167), wurzelähnliche, im Substrate kriechende Sprosse, welche offenbar die Rhizoïden überflüssig machen. Ebenso fehlen diese bei Physiotium cochleariforme, einer mit grofsen Wassersäcken versehenen Form, die sich also verhält wie Sphagnum[2]).

Bei zwei Riccien, die Land- und Wasserformen haben (R. natans und R. fluitans), fehlen sie bei der Wasserform, sie sind hier ebenso überflüssig wie die Wurzeln mancher anderen, im System höher stehenden Wasserpflanzen (z. B. Salvinia, Utricularia u. a.), welche gleichfalls nicht zur Ausbildung gelangen. Wie früher für R. fluitans mitgeteilt wurde (I p. 231), kann übrigens auch bei der Wasserform die Rhizoïdenbildung durch Kontakt mit einem festen Körper hervorgerufen werden. Dagegen ist bei manchen Epiphyten ein besonders starkes Haftorgan entwickelt in Form

---

[1]) Die Keimung dieser Lebermoose ist noch nicht bekannt. Es wäre möglich, dafs — ähnlich wie Sphagnum — die Keimlinge mit Rhizoïden ausgerüstet sind.

[2]) Bei Trichocolea Tomentella, die nach Nees nur wenig oder keine Rhizoïden haben soll, finde ich diese dagegen wohl entwickelt.

einer Haftscheibe, deren Vorhandensein und Entstehung aus einem Rhizoïdenbündel ich bei Lejeunia-Arten nachgewiesen habe[1]).

Bei einigen thallosen Formen sehen wir eine Arbeitsteilung unter den Rhizoïden eintreten. Diese erfolgt bei Lebermoosen, die durch stattliche Gröfse sich auszeichnen, und namentlich auch bei solchen, bei denen die Thallusoberseite kein Wasser aufnimmt und deshalb die Rhizoïden eine besondere Bedeutung für die Wasseraufnahme haben. Bis jetzt sind in dieser Beziehung bekannt Monoclea[2]) und die Angehörigen der Marchantiaceen-Reihe.

Monoclea dilatata, welche ich in Venezuela lebend zu untersuchen Gelegenheit hatte[3]), ist deshalb von Interesse, weil sie die bei den Marchantiaceen hervortretenden Eigentümlichkeiten der Rhizoïdenbildung nur angedeutet zeigt. Sie hat nämlich zweierlei Rhizoïden: engere, verhältnismäfsig dickwandige und dünnwandige weitere. Erstere entspringen teils aus dem Thallusrand, teils aus der Unterseite, letztere ausschliefslich aus der mittleren dickeren Partie der Thallusunterseite (vgl. Fig. 134, *III*). Sie dringen sofort in das Substrat ein, die ersteren aber wachsen zunächst dem Thallus angeschmiegt, und zwar so, dafs die seitlich entspringenden nach der Mittelregion hin konvergieren. Hier bildet sich ein Rhizoïdenstrang, der unter der „Mittelrippe“ verläuft, und der sich schon durch seine Kapillarwirkung feucht erhalten wird; die seitlichen Rhizoïden können dann die Seitenpartieen des Thallus versorgen. Die ganze Anordnung erinnert an die bei hygrophilen Marchantiaceen, namentlich bei Dumortiera vorhandene; ich fand Monoclea auch nur an sehr feuchten Standorten. Was bei Monoclea nur angedeutet ist, kommt, wie erwähnt, bei den Marchantiaceen zur ausgeprägten Entwicklung.

Hier finden sich auch die längsten Rhizoïden (nicht selten über 2 cm), die auf der Unterseite des Vegetationskörpers oft einen dichten Filz bilden. Die Arbeitsteilung unter den Rhizoïden findet hier ihren Ausdruck in der Verschiedenheit von „glatten“ und „Zäpfchenrhizoïden“. Die ersteren haben die gewöhnliche Ausbildung, die letzteren sind ausgezeichnet durch zäpfchenförmige Verdickungen in ihrem Innern. An den Keimlingen und den aus Brutknospen entstehenden Pflanzen von Marchantia treten zunächst nur glatte Rhizoïden auf; sie sind es auch, die auf der Unterseite eines älteren Marchantiathallus zunächst in die Erde eindringen und ihn befestigen. Die Zäpfchenrhizoïden dagegen liegen, wie früher beschrieben (p. 258), zunächst in Gestalt von Bündeln der Thallusunterseite an, das stärkste längs der Mittellinie des Thallus verlaufend, erst weiter hinten am Thallus dringen auch die Zäpfchenrhizoïden in den Boden ein. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dafs diese Rhizoïdenbündel, die auch unter den Infloresccenzstrahlen von Marchantia und im Stiel der Inflorescenzen verlaufen (Fig. 171), Wasser auch kapillar (wie ein Docht) zu leiten vermögen, obwohl die Wasserbewegung hauptsächlich in ihrem Innern stattfindet. Mit der Wasserleitung stehen, wie Kamerling[4]) neuerdings gezeigt hat, offenbar auch die Verdickungen im Innern der Zäpfchenrhizoïden im Zusammenhang. Wenn der Thallus den Zäpfchenrhizoïden Wasser entzieht und aus dem Boden nicht genügend rasch Wasser aufgenommen

[1]) S. I p. 161 Fig. 66.

[2]) Welche übrigens Wasser von aufsen aufnehmen kann.

[3]) Vgl. auch Ruge Flora 1893.

[4]) Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora 84. Bd. (Ergbd. z. Jahrg. 1897).

werden kann, so entstehen im Innern Wasserdampfblasen („Luftblasen"), welche ein Nachrücken des Wassers unterbrechen. Durch die Zäpfchenverdickungen werden die Dampfblasen in der Mitte aufgespannt und so die Kommunikation von Wasser ober- und unterhalb der Blase an dieser vorbei ermöglicht. Es ermöglichen also die Zäpfchenrhizoïden eine ausgiebigere Wasserversorgung als die glatten. Dem entspricht die Thatsache, dafs sie besonders entwickelt sind bei Formen mit relativ starker Transpiration, während sie bei solchen mit schwacher ganz zurücktreten. So fand ich sie bei einer in Venezuela gesammelten hygrophilen Dumortiera-Art nur in verschwindend geringer Zahl, ebenso fehlen sie bei Cyathodium cavernarum. Bei Dumortiera hirsuta finde ich einen Teil der Rhizoïden zu derbwandigen Borsten umgebildet. Dafs sie wirklich umgebildete Rhizoïden sind, ergiebt sich schon daraus, dafs man zwischen Borsten und Rhizoïden Übergänge findet. Man wird die Borsten wohl als Schutzorgane des Thallus zu betrachten haben (vgl. auch die vom Thallus abstehenden, wohl als umgebildete Rhizoïden zu betrachtenden Borsten bei manchen Metzgeria-Arten), ohne dafs es bis jetzt möglich wäre, diese Schutzvorrichtung genauer zu präcisieren.

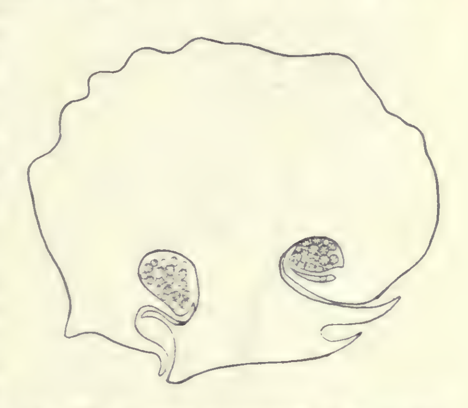


Fig. 171. Preissia commutata. Querschnitt durch den Stiel einer weiblichen „Inflorescenz". Die Rhizoïdenbündel sind in zwei tiefen seitlichen Rinnen verborgen.

Sonst ist Funktionsänderung und Umbildung der Rhizoïden nicht bekannt. Wenn LINDENBERG von R. natans (der Landform) „gegliederte Rhizoïden" angiebt, so ist dies ein Irrtum oder eine Verwechslung mit den an älteren Riccien zuweilen sich findenden fadenförmigen Adventivsprossen, die auch ein neuerer Kompilator noch mit Rhizoïden verwechselt. Diese letzteren sind, soweit wir wissen, bei keinem Lebermoose — wieder im Gegensatz zu den Laubmoosen — einer Umbildung oder Weiterentwicklung fähig!

Ungeschlechtliche Vermehrung[1]).

Alle ungeschlechtliche Vermehrung ist im Grunde ein Teilungsvorgang des Vegetationskörpers, bei welchem die Teilstücke freilich von sehr ungleicher Gröfse sein können. Bei kriechenden Lebermoosen werden — ebenso wie bei vielen anderen Pflanzen — die Äste durch Absterben der hinteren älteren Teile zu selbständigen Pflanzen (Fig. 172). Vielfach haben sich aber auch besondere Vermehrungsorgane ausgebildet, die man als Brutknospen bezeichnet. Dafür seien einige Beispiele angeführt.

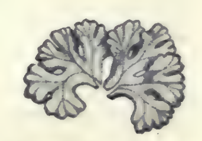


Fig. 172. Riccia fluitans. Landform, nat. Gr., von oben. Die Zweige des Thallus vereinzeln sich durch Absterben von hinten her.

[1]) Vgl. NEES v. ESENBECK, Naturgesch. der europäischen Lebermoose; LEITGEB a. a. O., RUGE, Beitr. zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose Flora 77. Bd. 1893; SCHOSTAKOWITSCH, Über Reproduktion und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen Flora 79 (Ergbd. z. Jahrg. 1894).

A) Dem Teilungsvorgang am nächsten an schliefsen sich die Fälle, wo sich besonders ausgebildete Zweige vom Vegetationskörper ablösen [1]).

In sehr rudimentärer Gestalt tritt uns dieser Vorgang entgegen bei Pellia calycina. Gegen Ende der Vegetationsperiode entstehen an sterilen Exemplaren durch wiederholte Gabelung des Vegetationspunkts kurzbleibende, mit Stärke und anderen Reservestoffen gefüllte, nicht mit Rhizoïden versehene, sondern vielfach etwas aufgerichtete und einander überdeckende Auszweigungen (Fig. 173), welche leicht abbrechen und offenbar eine primitive Form von Brutknospen darstellen. Sie können, wenn sie nicht abbrechen, im nächsten Frühjahr als gewöhnliche Thalluszweige weiter wachsen. Weiter differenziert sind diese bei Fegatella supradecomposita. Sie stehen auf dünnen Stielen, können also leicht

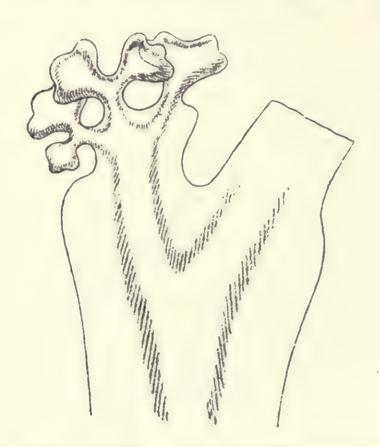


Fig. 173. Pellia calycina. Verzweigung eines sterilen Thalluslappens im Herbst, von der Unterseite. Vergr.

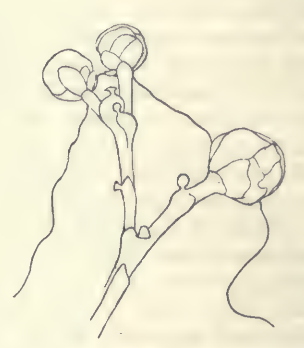


Fig. 174. Fegatella supradecomposita. Thallus mit 3 Brutknospen, von unten. 12fach vergr.

sich ablösen (Fig. 174). Äufserlich gleichen sie einigermafsen denen von Marchantia, namentlich dadurch, dafs sie seitlich je einen Vegetationspunkt haben. Es sind annähernd kreisförmige, flache Platten, die aber ganz anders entstehen als die von Marchantia. Während letztere, wie unten nachgewiesen werden soll, eigentlich einzellige, nur vor ihrer Ablösung (statt erst bei der Keimung) zu einem Zellkörper heranwachsende Brutkörper sind, sind die von Fegatella supradecomposita nur modifizierte Thalluszweige, was auch daraus ersichtlich ist, dafs die Vegetationspunkte mit Schuppen bedeckt sind, wie dies bei dem Thallus der Marchantieen allgemein der Fall.

B) Alle übrigen Formen von Brutknospen lassen sich meiner Ansicht nach zurückführen auf die Bildung von Brutzellen, die aber vielfach schon an der mütterlichen Pflanze sich weiter entwickeln, so dafs zwischen ihnen und Adventivsprossen zuweilen keine scharfe Grenze zu ziehen ist; so in dem Verwandtschaftskreis der Metzgerieen. Viele Aneura-Arten haben vom Thallus sich loslösende zweigeteilte Brutzellen. Diese werden durch einen kurzen Ruck aus ihrer Mutterzelle entleert [2]),

---

[1]) Wir sehen dabei ab von der unten zu schildernden Knöllchenbildung.

[2]) Vgl. Goebel, Muscineen p. 338; Ruge, Flora 1896 p. 307.

dann wahrscheinlich durch Quellung innerer Membranschichten; man findet diese Brutknospenbildung oft in grofser Menge auftreten. Daran schliefst sich unmittelbar an die Brutknospenbildung, wie ich sie bei der in der Umgebung meines Wohnortes häufigen Metzgeria conjugata fand.

Hier sind besondere vom Substrate abstehende, den anderen gegenüber sehr verschmälerte Thallusäste als Träger der Brutknospen ausgebildet. Von besonderem Interesse ist, dafs diese Brutknospenäste allmählich ihre Dorsiventralität verlieren und radiär werden: während Brutknospen anfangs nur am Rande auftreten (und zwar dicht gedrängt), findet man sie später auch auf der Oberseite und Unterseite des Thallus. Es ist klar, dafs die aufrechte Stellung die Verbreitung der Brutknospen begünstigt. Die Brutknospen sind hier, wenn sie sich ablösen (wobei, ähnlich wie bei Aneura, ein Rest der Zellwand der Mutterzelle stehen bleibt), zu konkaven Zellplatten herangewachsen, die einen Vegetationspunkt (mit zweischneidiger Scheitelzelle) besitzen und zu einem neuen Thallus heranwachsen; dies geschieht bei den Brutkörpern von Aneura erst nach der Ablösung. Bei Metzgeria furcata finden wir statt der Brutknospen regellos auftretende „Adventivsprosse“, die auch aus einzelnen Zellen des Randes oder der Mittelrippe hervorgehen.

Mehr oder minder weit vor der Ablösung herangewachsene Brutknospen finden sich auch bei anderen thallosen Lebermoosen: so die oft beschriebenen von Marchantia und Lunularia, ferner bei Treubia, Cavicularia und Blasia. Letztere hat sogar zweierlei Brutknospen: die einen sind Zellkörper von annähernd kugeliger Gestalt, die in flaschenförmigen Behältern mit langem Halse gebildet werden, aus denen sie bei Befeuchtung herausquellen (weil Schleim von Schleimpapillen auf dem Grunde des Brutknospenbechers gebildet wird, was in minder ausgiebiger Weise auch bei Marchantia geschieht); die anderen sind „Brutschüppchen“, an deren Basis die Zelle, aus welcher der neue Thallus hervorgeht, schon in einem frühen Entwicklungsstadium kenntlich ist. Sie finden sich auf der Thallusoberseite, besonders an solchen Sprossen, welche weder Brutknospenbehälter, noch Geschlechtsorgane tragen[1]). Cavicularia hat Brutknospen, deren äufsere Zellen dickwandig und mit je einer Hervorragung versehen sind, sie sind vielleicht zur Verbreitung durch Thiere bestimmt.

Es würde kaum von allgemeinerem Interesse sein, die Brutknospenbildung der thallosen Formen hier im einzelnen zu schildern. Erwähnt sei nur, dafs sie meist sporadisch in bestimmten Verwandtschaftskreisen, zuweilen selbst innerhalb von Gattungen auftritt. So ist z. B. Anthoceros glandulosus die einzige derzeit bekannte Anthoceros-Art, welche Brutknospen (in Form ovaler Zellkörper) besitzt; unter den Marchantieen sind nur Marchantia und Lunularia damit ausgerüstet; wie ausgiebig sie sich durch Brutknospen verbreiten, ist daraus ersichtlich, dafs man diese Pflanzen nicht mit anderen Moosen zusammen kultivieren kann, ohne dafs die letzteren in kurzer Zeit mit Marchantia und Lunularia infiziert und schliefslich von ihnen überwuchert werden.

Bei den foliosen Jungermannieen ist das Vorkommen von aus Sprossen gebildeten Brutknospen nicht bekannt, wohl aber finden sich häufig einzellige oder vor der Ablösung zu Zellkörpern heranwachsende.

---

[1]) Die Brutschüppchen sind in mancher — namentlich auch biologischer Beziehung — noch der Aufklärung bedürftig. Ein ähnlicher Dimorphismus der Brutknospen scheint mir übrigens bei Laubmoosen (Tetraphis) vorzukommen.

Die Brutknospenbildung ist bei zahlreichen Arten verbreitet. Meist findet sie sich am Rande, resp. an der Spitze der Blätter, wobei die Brutknospen oft in langen, verzweigten, hefeartig sprossenden Ketten auftreten. Die einzelnen Brutzellen lösen sich namentlich bei Befeuchtung leicht voneinander ab; bei Lophocolea bidentata fallen lose, miteinander verbundene Zellaggregate von den Blättern ab. Jenachdem die Brutknospenbildung in einem mehr oder minder frühen Stadium stattfindet, wird die Blattbildung mehr oder minder durch die Brutknospenbildung beeinträchtigt. Es läfst sich dies an ein und demselben Sprofs beobachten. Bei Scapania nemorosa z. B. findet man an den brutknospentragenden Sprossen bei den unteren Blättern nur die Spitze des Blattoberlappens mit Brutknospen besetzt — die Bildung derselben trat relativ spät ein. Bei den weiter oben stehenden Blättern wird zuerst der Blattunterlappen in die Brutknospenbildung mit einbezogen, und je weiter nach oben, desto mehr wird die Entwicklung der Blattflächen gehemmt, bis endlich an Stelle jedes Blattes direkt aus dem Scheitelzellsegment eine Gruppe von Brutkörnern erscheint; die blattbürtigen Brutknospen sind zu stengelbürtigen geworden — ein lehrreiches Beispiel für eine schrittweise vor sich gehende Umänderung. Die Zahl der Brutknospen ist in solchen Fällen eine sehr grofse, sie geht vielfach in die Tausende. Dafs die brutknospentragenden Sprosse mancher Arten, z. B. Calypogeia Trichomanes, orthotrop werden — ganz ähnlich dem von Metzgeria conjugata oben angeführtem Beispiel —, wurde schon früher erwähnt.

Bei Radula[1], Lejeunia[1]) und Colura[1]) bilden sich an den Blättern Brutknospen in Gestalt von Zellflächen, welche bei diesen meist epiphysisch lebenden Formen eine rasche Anheftung an das Substrat gestatten. Die von Lejeunia (Fig. 175) haben zwei Vegetationspunkte, aus denen später je ein Sprofs hervorgehen kann, auch sind sie schon mit Haftorganen ausgerüstet.

Diese Haftorgane sind, wie der Vergleich von Fig. 175, *III* mit Fig. 175, *I* zeigt, nichts anderes als in ihrer Entwicklung gehemmte Rhizoïden. Der Fall von Fig. 175, *I* ist auch dadurch von Interesse, dafs hier nur e i n e Scheitelzelle vorhanden ist. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, dafs die Brutknospe hier nicht in der Mitte, sondern excentrisch angeheftet ist. Bei den mit zwei Scheitelzellen versehenen Brutknospen von Lejeunia (Fig. 175, *III*) kann aus jeder der Scheitelzellen ein beblättertes Pflänzchen hervorgehen, aber es kann, wie ich beobachtete, die Scheitelzelle auch zu einem „Thallus“ auswachsen (indem die zweischneidige Segmentierung weiter geht), ähnlich wie eine keimende Spore ihn liefert. Offenbar geschieht dies unter Umständen, welche für die Bildung des Stämmchens nicht günstig sind; besonders entwickelt ist dieser „Thallus“ oft an den keimenden Brutknospen von Radula-Arten (vgl. die a. a. O. gegebenen Abbildungen), er trägt hier auch dazu bei, die junge Pflanze noch fester an das Substrat (Phanerogamenblätter) anzuheften. In dieser Abhängigkeit der Weiterentwicklung der Brutknospen zu beblätterten Pflanzen macht sich eine physiologische Übereinstimmung mit den Erscheinungen der Sporenkeimung geltend, und diese findet auch in morphologischer Beziehung statt. Denn die Keimung der Brutknospen erfolgt, wie ich schon früher

[1]) Vgl. Goebel, Morphol. u. biol. Studien I (Annales du jardin botanique de Buitenzorg Vol. VII).

(Muscineen p. 339) hervorhob und durch die Untersuchungen von Ruge und Schostakowitsch bestätigt wurde, im allgemeinen übereinstimmend mit der der Sporen, bei deren Besprechung darauf zurückzukommen sein wird. Bei Marchantia und Lunularia ist dies scheinbar gar nicht der Fall; wir werden aber sehen, daſs hier eigentlich nur eine andere Orientierung der „Keimscheibe" vorliegt, die sich — ähnlich wie bei Riella — nicht in Flächen-, sondern in Profilstellung entwickelt.

Man kann leicht feststellen, daſs oft ein gewisser Antagonismus zwischen Brutknospenbildung und geschlechtlicher Fortpflanzung vorhanden ist. Die Brutknospen treten entweder ausschlieſslich oder doch vorzugsweise auf an sterilen Exemplaren, Leitgeb beobachtete sie indes

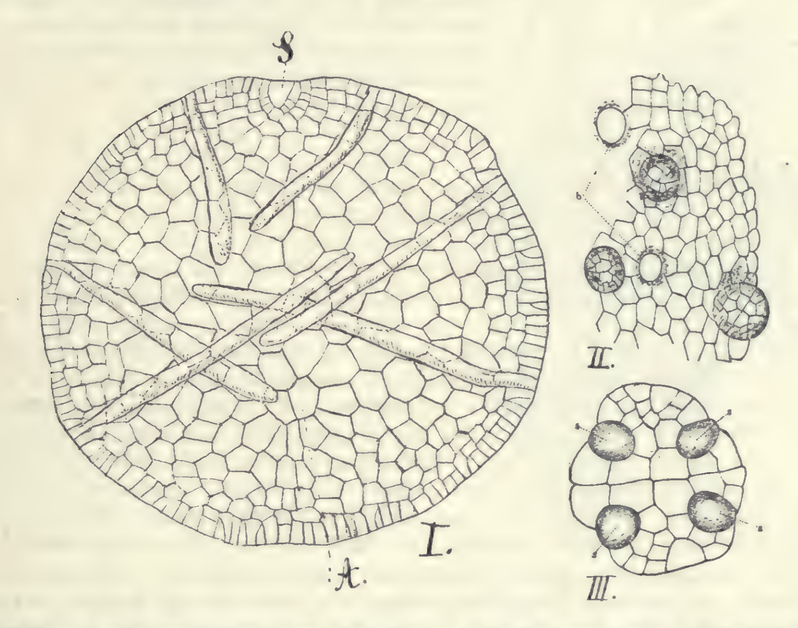


Fig. 175. Brutknospenbildung von Lejeunia. *I* Brutknospe von L. (Odontolejeunia) mirabilis St. n. sp. *S* Scheitelzelle, *A* Anhaftungsstelle. Aus einzelnen Randzellen haben sich auf der Unterseite Haarwurzeln (Rhizoïden) entwickelt in Gestalt langer Schläuche. *II* Stück eines Blattes von Lejeunea (Cololejeunia) Goebelii mit 3 noch aufsitzenden Brutknospen und den Ansatzstellen (*s*) zweier abgefallenen. *III* Brutknospe derselben Art mit 4 Haftorganen (*s*) und zwei Scheitelzellen.

auch an den Blattspitzen männlicher „Inflorescenzen" von Scapania nemorosa, und Nees von Esenbeck führt „Jungermannia Sphagni" als zugleich mit Sporogonien und Brutknospen vorkommend an.

Daſs auſserdem den Lebermoosen eine reiche Regenerationsfähigkeit (namentlich aus abgetrennten Stücken) zukommt, wurde bei Besprechung der Regenerationserscheinungen hervorgehoben (I p. 40). Dort wurde auch betont, daſs hierbei im Unterschied gegen die Laubmoose, bei denen bei der Regeneration stets auf das für die Sporenkeimung charakteristische „Protonema" zurückgegriffen wird, bei den Lebermoosen sofort Zellkörper aufzutreten pflegen, auch da, wo bei der Sporenkeimung Zellflächen oder Zellfäden entstehen. Indes veranlassen mich meine Untersuchungen zu der Annahme, daſs auch in jeder Zelle

der Lebermoose die Fähigkeit, sich der Sporenkeimung entsprechend weiter zu entwickeln, latent vorhanden ist, aber nur hervortritt, wenn eine Abschwächung des Vegetationskörpers stattgefunden hat. Der Nachweis dafür gelang speciell bei Metzgeria furcata [1]), bei welcher unter bestimmten Bedingungen die Zellen nicht wie sonst direkt zu „Adventivsprossen“ auswachsen, sondern zu Zellreihen, ganz wie bei der Sporenkeimung. Und dem entspricht ferner eine Beobachtung LEITGEBS, wonach an älteren (d. h. nach meiner Auffassung abgeschwächten) Pflanzen von J. bicuspidata Zellen der Stengeloberfläche zu Schläuchen auswachsen können, die, den Keimschläuchen entsprechend, an ihrer Spitze einen Sprofs bilden. Ähnliches wurde an den alten Blättern von Lophocolea bidentata und (von mir) an denen einer tropischen Lejeunia beobachtet — Thatsachen, welche, wie hier nicht weiter ausgeführt werden kann, von der gröfsten Bedeutung für unsere Gesamtauffassung der Entwicklung sind, so wenig man auch in unserem mikrotomfreudigen Zeitalter solche Erscheinungen zu beachten pflegt.

Anpassungserscheinungen der vegetativen Organe bei Lebermoosen.

1) In erster Linie kommt hier das Verhältnis zum Wasser in Betracht, da der Vegetationskörper anatomisch ganz anders gebaut ist, je nachdem er Wasser direkt von aufsen aufnimmt oder nicht. Nur die Lebermoose, bei denen die Oberfläche des Vegetationskörpers nicht benutzbar ist, erreichen eine höhere anatomische Gliederung, die aber durch Rückbildung auch wieder auf einfachere Verhältnisse zurücksinken kann. Man kann sich leicht davon überzeugen, dafs eine Riccia (abgesehen etwa von Riccia fluitans) oder eine Marchantia nicht wie eine Pellia oder die beblätterten Lebermoose direkt von Wasser benetzbar ist, und darin liegt der Schlüssel für den so abweichenden Bau, der zu einer Parallelbildung mit der Gewebegliederung höherer Pflanzen geführt hat.

Die meisten Lebermoose gehören zu den „hygrophilen“ Pflanzen, d. h. denen, die in feuchter Umgebung leben, wo sie selten der Gefahr längerer Austrocknung ausgesetzt sind, und wir sehen dementsprechend, dafs ebenso wie bei den Flechten auch bei den Lebermoosen die Zahl der Formen um so gröfser wird, je mehr man sich der feuchten Gebirgsregion nähert. Epiphytisch oder auf ungeschützten Standorten lebende Formen aber werden zeitweiligem Wassermangel ausgesetzt sein: wir sehen sie teils mit der Fähigkeit ausgerüstet, nicht zu lange dauernde Austrocknung zu ertragen, teils mit besonderen Einrichtungen zum Wasserfesthalten. Diese kommen auch schon bei terrestrischen Formen vor, sie sind in ganz überraschend reichem Mafse bei zahlreichen Formen vorhanden.

Im allgemeinen zielen diese Einrichtungen darauf hin, Wasser festzuhalten und so eine ausgiebigere Wasseraufnahme zu ermöglichen. Der Nutzen dieser Einrichtung ist da, wo Wasser nicht stets vorhanden ist, ohne weiteres einleuchtend, bei Wassermangel stehen bei den meist zartgebauten Formen die Lebensvorgänge, namentlich auch die Assimilation

---

[1]) Vgl. GOEBEL, Rückschlagsbildungen und Sprossung bei Metzgeria, Flora 85. Bd. (1898) p. 69 ff.

bald still[1]), sie werden also um so länger im Gange bleiben und um so intensiver verlaufen, je länger Wasser festgehalten wird. In den Tropen sind Lebermoose vielfach auf Blättern höherer Pflanzen angesiedelt, von denen das Wasser leicht abläuft. Indes finden wir Einrichtungen zum Wasserfesthalten auch bei Lebermoosen, die in der meist triefend nassen Bergregion der Tropen wachsen, wie z. B. bei Physiotium-Arten. Hier ist zu beachten, dafs ein ähnliches Verhältnis wie bei den Torfmoosen vorliegt. Diese wachsen an stets feuchten Standorten, trotzdem haben sie höchst merkwürdige Einrichtungen zum Zuführen und Festhalten von Wasser. Wozu? Darüber habe ich in der Litteratur nichts finden können. Meines Erachtens[2]) kommt vor allem in Betracht, dafs die Torfmoose der Hauptsache nach von Regenwasser leben, und dafs sie demzufolge Aschenbestandteile aus dem Substrate nur in sehr geringer Menge erhalten, sie müssen dementsprechend eine grofse Menge von Wasser verdunsten. Ähnlich wird auch das jenen in der nassen Bergregion lebenden Lebermoosen zugängliche Wasser von Nebel, Regen u. dgl. herstammen und nur wenig Nährstoffe enthalten, so dafs gröfsere Wassermengen notwendig sind. —

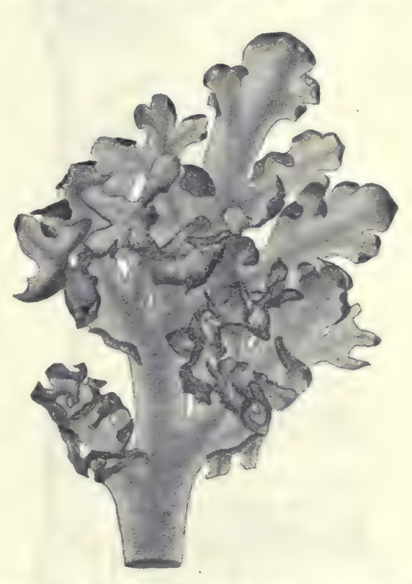


Fig. 176. Aneura endiviaefolia. Thallusstück, ca. 9 mal vergr., von unten. Die Zweige kraus nach unten gerichtet.

Obwohl die Einrichtungen zum Wasserfesthalten bei thallosen und foliosen Formen im wesentlichen übereinstimmen, wird es doch lehrreicher sein, wenn beide getrennt besprochen werden.

Den Beginn mögen einige Aneura-Arten machen.

1. **Aneura.** a) An. endiviaefolia. In Fig. 176 ist abgebildet ein Thallusstück einer Aneura, welche ihre Namen erhalten hat von der einem krausen Endivienblatte ähnlichen Beschaffenheit des Thallus. Diese rührt daher, dafs die Äste nach unten eingebogen sind, sie verleihen dem Thallus so eine schwammige Beschaffenheit, welche ihn geeignet macht, Wasser festzuhalten. Die Äste höherer Ordnung sind von den Hauptachsen dadurch unterschieden, dafs sie, vom Mittelnerv abgesehen, einschichtige Zellplatten sind. — Ähnliches beobachtete ich bei einigen javanischen Aneura-(Pseudoneura-)Arten. Es wäre an lebenden Exemplaren zu untersuchen, wie weit die Beschaffenheit der Randzellen des Thallus mancher Aneura-Arten für die Wasseraufnahme in Betracht kommt.

---

[1]) Goebel, Die Blattbildung der Lebermoose und ihre biolog. Bedeutung, Flora 1893 p. 439. Lufttrockene, aber lebende Frullania hatte auch nach achtstündiger Beleuchtung keine CO_2 zersetzt. Vgl. ferner Jönsson, Recherches sur la respiration et l'assimilation des Muscinées. Comptes rendus 1894, welcher gleichfalls zu dem Resultate kommt „plus la proportion d'eau est considérable, plus les échanges gazeuses sont intenses".

[2]) Diese Auffassung ist zuerst von meinem verstorbenen Freunde J. Sachs mir gegenüber in einer Diskussion ausgesprochen worden.

b) Ähnlich wie die soeben erwähnte Art verhält sich An. hymenophylloïdes (Fig. 177). Ihr Thallus gleicht einigermafsen einem fiederförmig verzweigten Blatt eines Hymenophyllum. Er besitzt eine treffliche Einrichtung zum Festhalten von Wasser. Zunächst ist bemerkenswert, dafs die Thallusspitzen stark nach unten eingekrümmt sind. Auch die Äste der zwei an der Hauptachse stehenden Astreihen konvergieren nach deren Unterseite, und jeder einzelne Thallusast hat seine Ränder konkav nach unten gebogen (Fig. 178, *2*, *3*). Aufserdem sind die dünnwandigen Zellen der Thallusoberfläche vielfach nach aufsen gewölbt, so dafs also für Festhalten von Wasser vortrefflich gesorgt ist. Dabei ist zu beachten, dafs es sich um dem Substrat nicht anliegende Zweigsysteme handelt. Die bedeutende Verschiedenheit im Zellenaufbau zwischen Haupt- und Seitenachsen tritt in der Fig. 178 ohne weiteres hervor.

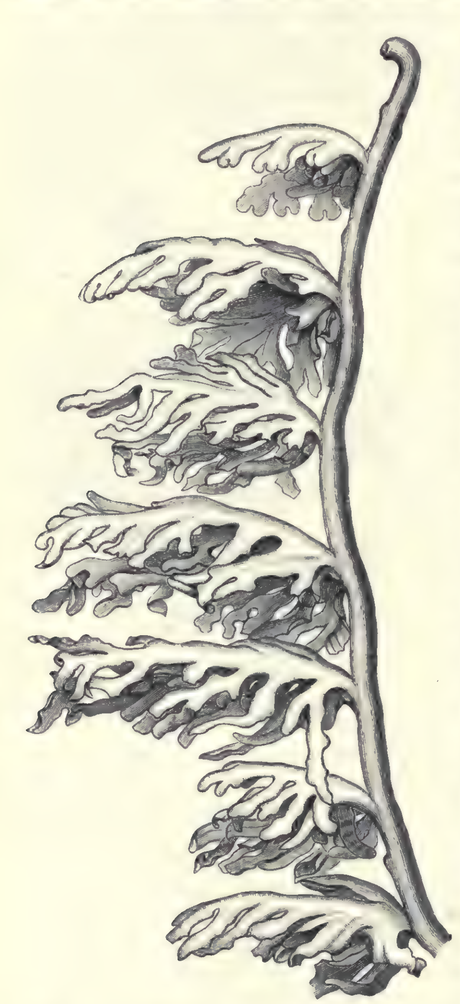


Fig. 177. Aneura hymenophylloïdes, in Seitenansicht, 8 mal vergr. Der Vegetationspunkt des Langtriebes und alle Äste sind nach unten eingekrümmt.

c) Andere Einrichtungen treffen wir bei An. fuegiensis (Fig. 179). Hier sind auf der Unterseite des Thallus Lamellen angebracht, die am zahlreichsten an der Hauptachse sind und an den Seitenachsen höherer Ordnung immer spärlicher werden. Der Rand dieser Lamellen ist nicht glatt, sondern mit aus mehreren Zellen bestehenden „Haaren“ besetzt, was die Schwammwirkung natürlich bedeutend erhöht; die Zellwände der Lamellen sind an den Ecken verdickt, wie bei vielen Blättern folioser Formen. Mit (longitudinal inserierten) Blättern kann man die Lamellen auch sonst vergleichen, denn sie entstehen ähnlich wie die „Amphigastrien“ von Fossombronia je unterhalb einer Schleimpapille (verlaufen also nicht über die ganze Länge des Thallus). Bei den Seitensprossen höherer Ordnung wird aber nicht hinter jeder Schleimpapille eine Lamelle gebildet.

2. Unsere einheimischen **Metzgeria**-Arten haben keine besonderen Einrichtungen zum Wasserfesthalten, abgesehen von den Papillen, mit denen der Thallus von M. pubescens besetzt ist. Dagegen hat die in Neu-Seeland auf Baumrinden lebende Metzg. saccata[1]) ganz ähnliche

[1]) Vgl. Goebel, Flora 1893 p. 425, woselbst auch eine Abbildung gegeben ist.

„Wassersäcke", wie sie in den Blattohren von Frullania oder denen des unten zu beschreibenden Dendroceros foliatus vorliegen. Am Thallusrande finden sich nämlich blasenförmige, resp. kapuzenförmige Anhängsel, welche schon nahe am Scheitel angelegt werden durch konkave Einwölbung einzelner Randpartieen des Thallus, die, gröfser geworden, mit Wasser sich füllen und so als „Wassersäcke" dienen.

3. **Anthoceroteen.** Einzelne Anthoceroteen wiederholen die von thallosen Jungermannieen oben angeführten Anpassungen. Schon unser einheimischer Anthoceros punctatus hat auf der Thallusoberseite grubige Vertiefungen, in denen sich Wasser hält. Anth. arachnoïdeus[1]) hat statt dessen ein Netzwerk von niedrigen, zerschlitzten Kämmen, dem wir wohl dieselbe Bedeutung zuschreiben dürfen.

Dagegen ist Anthoceros fimbriatus am Rande seines mehrschichtigen Thallus mit einer vielfach krausgerollten einschichtigen Zellfläche versehen, durch welche mir diese Art, die ich in der Cordillere von Merida antraf, sofort auffiel. Die Randkrause entsteht, wie oben gezeigt (p. 144),

Fig. 178. Aneura hymenophylloïdes. Querschnitte: *1* der Hauptachse, *2* einer Achse erster, *3* einer solchen zweiter Ordnung. Stark vergr.

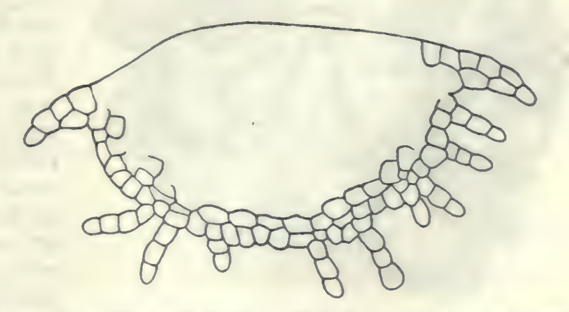


Fig. 179. Aneura fuegiensis. Querschnitt durch einen Thallus. Die auf der Unterseite befindlichen Lamellen erscheinen als Zellreihen, zwischen diesen Lamellen wird Wasser festgehalten. Stark vergr.

[1]) Vgl. die Diagnose von Stephani in: Colenso's New Zealand Hepaticae. (Linnean society's Journal of botany Vol. XIX.)

aus den „Mittellappen“ bei der Gabelung des Thallus und erinnert in ihrer Beschaffenheit an die bei Aneura endiviaefolia geschilderten Verhältnisse[1]).

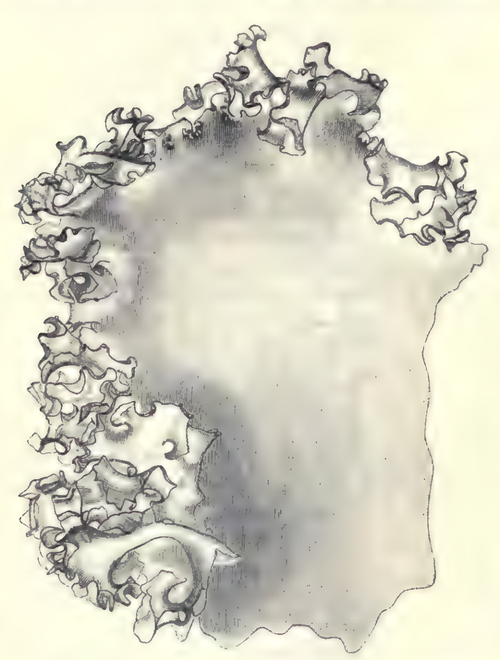


Fig. 180. Anthoceros fimbriatus. Thallusstück, von unten, vergr. (Die Rhizoïden sind nicht gezeichnet.) Am Rande einschichtige, kraus gerollte Lappen, die Wasser festhalten.



Fig. 181. Dendroceros foliatus. Etwa 10 mal vergr., von oben. Man erkennt die „Mittellappen“ daran, dafs sie in der Mitte eingebuchtet sind, die andern kapuzenförmigen Gebilde sind die „Blätter“.

Die merkwürdigen Verhältnisse von Dendroceros foliatus wurden bei Besprechung der Blattbildung schon berührt, es wurde gezeigt, dafs am Thallusrand kapuzenförmige Bildungen sich finden, die teils als besondere Sprossungen am Vegetationspunkt angelegt werden, teils aus den Mittellappen hervorgehen; es ist ohne weiteres klar, dafs diese Gebilde dieselbe Bedeutung haben wie die „Wassersäcke“ von Metzgeria saccata, und dasselbe gilt für den von Karsten beschriebenen Dendroceros inflatus.

Vielfach weichen die Zellen von Dendroceros in der einschichtigen Thallusfläche auseinander, es dürfte diese sonderbare Intercellularraumbildung die schwammige Beschaffenheit des ganzen Thallus erhöhen.

Diese Beispiele zeigen, dafs bei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen der thallosen Lebermoose analoge Anpassungen aufgetreten sind; wir werden bei der Knöllchenbildung einen weiteren Beleg für diesen Satz kennen lernen.

4. **Foliose Formen.** Bei Besprechung der Blattbildung wurde schon hervorgehoben, dafs das Auftreten der Blätter Anpassungen zum Festhalten von Wasser ermöglicht. Sie finden sich in der That in reicher Mannigfaltigkeit, und zwar, wie kaum hervorgehoben zu werden braucht, namentlich bei solchen Formen, die es nötig haben; solche, die an ständig feuchten Standorten

---

[1]) Aus ihr können auch Adventivsprosse entstehen.

leben, zeigen meist nichts davon, es sei denn, dafs die besonderen, oben erwähnten Verhältnisse obwalten. Zunächst sei indes hervorgehoben, dafs auch die Sprofsachse sich dabei beteiligen kann, und zwar durch Bildung von Auswüchsen, die man nach Analogie mit den bei manchen Laubmoosen sich findenden als Paraphyllien bezeichnen kann. Solche sind bei zwei Gattungen bekannt, bei Trichocolea und Stephaniella, Gattungen, die einander systematisch keineswegs nahe stehen. Am längsten bekannt sind sie bei Trichocolea Tomentella[1]), ohne dafs man über ihre Funktion etwas zu ermitteln gesucht hätte. Ich finde die Paraphyllien hier ebenso wie bei Tr. paraphyllina nur auf der Oberseite und den Flanken des Stengels in Gestalt einfacher oder verzweigter Zellfäden, ganz ähnlich denen, die an den Blatträndern sitzen (vgl. unten) und die ganze Pflanze zu einer spongiösen Masse machen. Daran nehmen zweifelsohne auch die Paraphyllien teil, sie wirken ebenso wie die Lamellen von Aneura fuegiensis und die auf den Blättern von Polytrichum.

Das zweite Beispiel für Paraphyllienbildung bietet Stephaniella paraphyllina[2]), ein „xerophiles" Lebermoos, dessen merkwürdige „Wurzelbildung" unten zu beschreiben sein wird. Die Blätter kommen hier als Assimilationsorgane gar nicht in Betracht, sie verlieren offenbar frühe schon ihren Chlorophyllgehalt und dienen nur als Decken für die Stammknospe und für die Paraphyllien, welche dichtgedrängt die Oberfläche der Sprofsachse bedecken und zugleich ein Apparat zum Wasserfesthalten und Assimilationsorgane sind[3]).

Viel häufiger als die Paraphyllienbildung kommt die Blattgestaltung selbst in Betracht. Wir sehen dabei ab von dem einfachsten Falle, dem, dafs, wie bei den Laubmoosen, durch die Zusammendrängung der Blätter kapillare Hohlräume entstehen. Erwähnt sei aber, dafs bei verschiedenen Gattungen angehörenden, von Baumästen in Gestalt von Strängen herunterhängenden Formen (Frullania atrosanguinea, Fr. atrata, Lejeunia lumbricoïdes[4]) u. a.) die Seitenblätter nicht wie sonst flach ausgebreitet, sondern eingekrümmt sind und so in Verbindung mit den verhältnismäfsig grofsen Amphigastrien ein das Stämmchen umgebendes System kapillarer Hohlräume bilden. Solche kommen auch zu stande:

1. durch am Blattrande oder auf der Blattfläche auftretende Auswüchse in Gestalt von Zellreihen oder Zellflächen. So sehen wir z. B. bei Trichocolea tomentosa einerseits dem Blattrand entspringen eine Anzahl verzweigter Zellreihen, andererseits treten solche auch auf der Blattunterseite auf. Nach allen Richtungen hin abstehend, machen diese Gebilde die ganze Pflanze zu einer schwammigen Masse. In geringerem Grade tritt dasselbe bei andern Formen auf (vgl. die a. a. O. gegebene Abbildung von Lophocolea muricata). Bei den Gottschea[5])-Arten entspringen auf jedem Blatt ein oder mehrere Lamellen, die in besonders auffallender Weise bei G. sciurea einen Wasserversorgungsapparat bilden;

2. durch Umbildung einzelner Blattteile, und zwar wird der Wasserbehälter gebildet:

---

[1]) Hier schon erwähnt von Nees von Esenbeck, Naturgeschichte der europ. Lebermoose III p. 109. Sie werden hier irrig als „Blattansätze" bezeichnet.

[2]) Vgl. Jack, Stephaniella paraphyllina Jack nov. gen. Hepaticarum. (Hedwigia Bd. XXXIII 1894 p. 11 ff.)

[3]) Als solche kommen sie bei Trichocolea offenbar — da ja hier die Blätter chlorophyllhaltig sind — nur nebensächlich in Betracht.

[4]) Abbildungen a. a. O. (Flora 1893 Tafel VIII u. IX Fig. 1 u. 2).

[5]) Abbildung in Morphol. u. biol. Studien (Annales du jardin botanique de Buitenzorg VII) und Flora 1893 Taf. VII u. VIII Fig. 18.

A) dadurch, dafs der Unterlappen des Blattes dem Oberlappen so anliegt, dafs er mit demselben ein taschen- oder krugförmiges Organ bildet: Radula (Fig. 206), Phragmicoma, Lejeunia u. a. Diese Organe wurden ebenso wie die weiter unten zu besprechenden als „Auriculae“ bezeichnet. Betreffs deren Gestaltung mufs ich auf meine angeführten Abhandlungen verweisen; erwähnt sei nur das Vorkommen von Heterophyllie, einer Arbeitsteilung unter den Blättern. So finden sich bei Lejeunia-Arten (aus der Untergattung Ceratolejeunia) solche, die an der Basis der Seitensprosse einen oder zwei verhältnismäfsig sehr grofse Wassersäcke — fast ohne freie Blattfläche — haben, während die übrigen Blätter viel kleinere Säcke, aber eine grofse, durch den Oberlappen gebildete Blattfläche haben[1]). Noch sonderbarer ist R. pycnolejeunioïdes (vgl. Flora 1893, p. 432), welche besondere Kurztriebe besitzt, deren

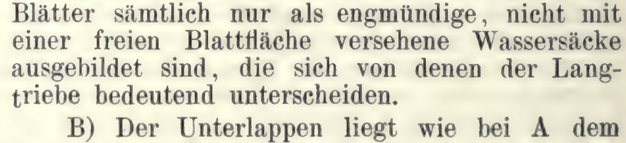
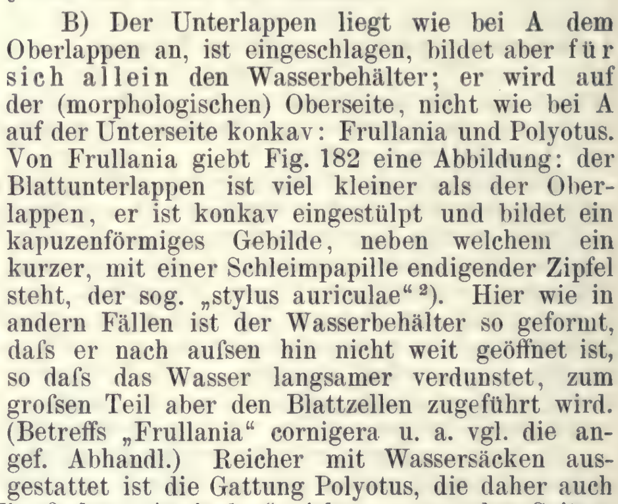
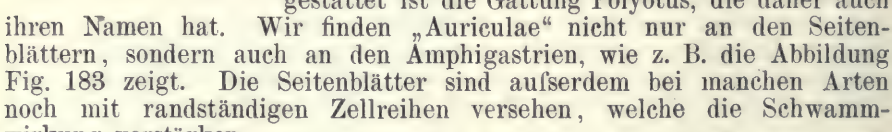
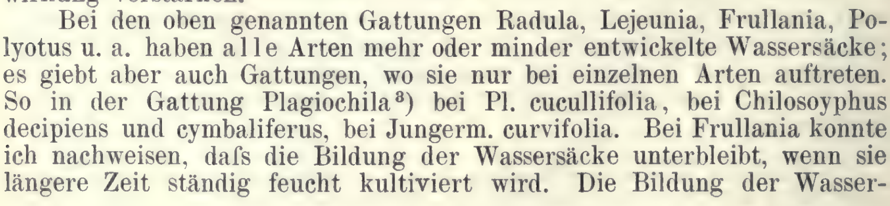

Blätter sämtlich nur als engmündige, nicht mit einer freien Blattfläche versehene Wassersäcke ausgebildet sind, die sich von denen der Langtriebe bedeutend unterscheiden.

Fig. 182. Frullania Tamarisci. Sprofsstück, von unten. *a* Amphigastrium; *ws* Wassersack (kapuzenförmig ausgehöhlter gröfserer Teil des Blattunterlappens); *p* Oberlappen des Blattes. 36 mal vergr. (Lehrb.)


B) Der Unterlappen liegt wie bei A dem Oberlappen an, ist eingeschlagen, bildet aber f ü r s i c h a l l e i n den Wasserbehälter; er wird auf der (morphologischen) Oberseite, nicht wie bei A auf der Unterseite konkav: Frullania und Polyotus. Von Frullania giebt Fig. 182 eine Abbildung: der Blattunterlappen ist viel kleiner als der Oberlappen, er ist konkav eingestülpt und bildet ein kapuzenförmiges Gebilde, neben welchem ein kurzer, mit einer Schleimpapille endigender Zipfel steht, der sog. „stylus auriculae“[2]). Hier wie in andern Fällen ist der Wasserbehälter so geformt, dafs er nach aufsen hin nicht weit geöffnet ist, so dafs das Wasser langsamer verdunstet, zum grofsen Teil aber den Blattzellen zugeführt wird. (Betreffs „Frullania“ cornigera u. a. vgl. die angef. Abhandl.) Reicher mit Wassersäcken ausgestattet ist die Gattung Polyotus, die daher auch

ihren Namen hat. Wir finden „Auriculae“ nicht nur an den Seitenblättern, sondern auch an den Amphigastrien, wie z. B. die Abbildung Fig. 183 zeigt. Die Seitenblätter sind aufserdem bei manchen Arten noch mit randständigen Zellreihen versehen, welche die Schwammwirkung verstärken.


Bei den oben genannten Gattungen Radula, Lejeunia, Frullania, Polyotus u. a. haben a l l e Arten mehr oder minder entwickelte Wassersäcke; es giebt aber auch Gattungen, wo sie nur bei einzelnen Arten auftreten. So in der Gattung Plagiochila[3]) bei Pl. cucullifolia, bei Chilosoyphus decipiens und cymbaliferus, bei Jungerm. curvifolia. Bei Frullania konnte ich nachweisen, dafs die Bildung der Wassersäcke unterbleibt, wenn sie längere Zeit ständig feucht kultiviert wird. Die Bildung der Wasser-

---

[1]) Ich habe diesen Fall 1889 abgebildet (S. I p. 178 u. 179), es ist also nicht richtig, wenn neuerdings angeführt wird, „er sei ganz unbeachtet geblieben“.

[2]) Die Schleimabsonderung findet nur in der Jugend statt und dient zum Schutze der Stammknospe. In Fig. 182 ist der „stylus auriculae“ nicht gezeichnet.

[3]) Vgl. Goebel, Eine javan. Plagiochila mit Wassersäcken. Annales du jardin botanique de Buitenzorg Vol. IX.

säcke ist also eine Anpassungserscheinung, die offenbar in direkter Beziehung zu äufseren Faktoren entstand; je nachdem dies früh oder spät in der Geschichte einer Gattung eintrat, wird dieser Anpassungscharakter zugleich als systematisches Merkmal dienen können oder nicht.

C) Die höchst entwickelten Einrichtungen finden sich bei den Gattungen Colura (Colurolejeunia) und Physiotium. Sie besitzen nämlich Wassersäcke, deren Mündung mit einer in einem Scharnier beweglichen

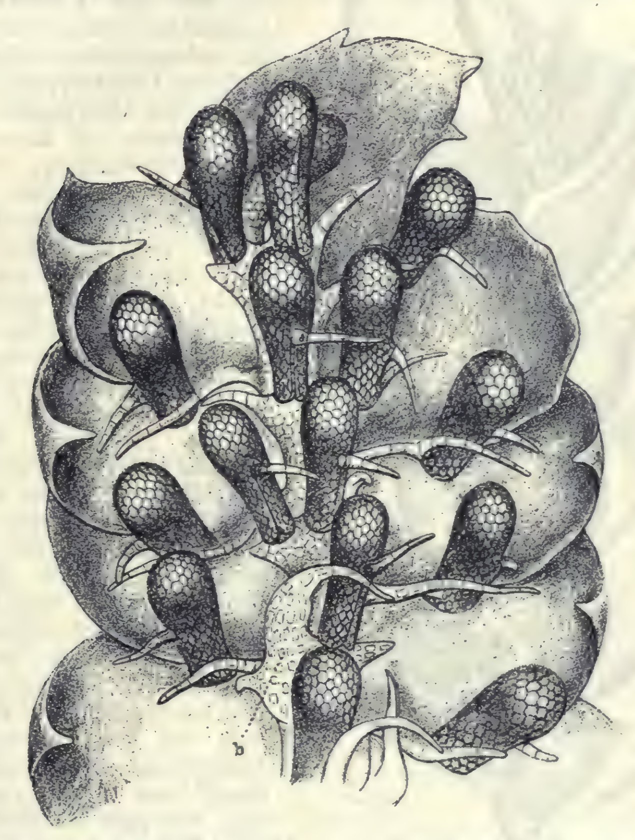


Fig. 183. Polyotus clavigea. Habitusbild, vergr. Sowohl an den Amphigastrien, als an den Seitenblättern entspringen Wassersäcke, an den Amphigastrien 1—2, an den Seitenblättern je eins.

Klappe verschlossen ist. Die Klappe schrumpft bei Austrocknung ein, der Wassersack ist dann offen, während sie im befeuchteten Zustand einer Widerlage aufliegt, also einen Klappverschlufs bildet, ähnlich demjenigen, welcher bei den Schläuchen von Utricularia sich findet.

Als Beispiel sei Colura[1]) angeführt. Fig. 184 giebt ein Habitusbild einer von mir in Südamerika gesammelten Art, der Col. tortifolia. Es tritt bei dieser Abbildung freilich ein für Colura charakteristisches Verhältnis nicht hervor, das, dafs die Blätter vom Substrat (es sind epi-

---

[1]) Die Blattgestaltung wurde von mir beschrieben in Morphol. u. biolog. Studien und Ann. du jardin botanique de Buitenzorg VII u. IX, ferner in Flora 1893 p. 445—450.

phytisch lebende Formen) abstehen; dagegen ist ohne weiteres ersichtlich, dafs die Zahl der Amphigastrien hier doppelt so grofs ist[1]) als bei den meisten andern foliosen Lebermoosen. Das Ende der Seitenblätter wird eingenommen von einem keulenförmigen Sack, auf den eine Röhre zuführt.



Fig. 184. Colura tortifolia. 30 mal vergr. Neben jedem Seitenblatt steht ein Amphigastrium, an dessen Basis sich Rhizoïden entwickeln. Die Schläuche der Seitenblätter sind mit der Spitze aufwärts gerichtet (was in der Figur sich nicht gut wiedergeben liefs). Bei *A* ein antheridientragender Ast.

Bei der Entwicklung der Colurablätter haben wir zweierlei zu unterscheiden: Einmal rollt sich der Unterlappen des Blattes gegen den Oberlappen ein, wie bei Lejeunia, er kann mit demselben verwachsen, so die geschlossene, auf den Sack zuführende Röhre bildend, der Sack selbst aber ist Lejeunia gegenüber eine Neubildung, er verdankt seine Entstehung einem gesteigerten Flächenwachstum des Teiles der Blattfläche, welcher unmittelbar über der soeben erwähnten Röhre liegt. Der Sack kommt also nicht etwa, wie frühere Autoren annahmen, durch Einrollung zu stande, sondern auf ganz ähnliche Weise wie etwa die Wassersäcke von Frullania, mit denen auch die ersten Schlauchblätter der Keimpflanzen[2]), die nach einigen flachen Blättern auftreten, in ihrer Gestaltung der Hauptsache nach übereinstimmen, vor allem darin, dafs die nach unten gekehrte Schlauchmündung noch nicht durch eine Klappe verschlossen ist. Nur geht der Schlauch hier der Hauptsache nach aus dem O b e r lappen hervor, der eingerollte Unterlappen des Blattes bildet nur die auf den Schlauch zuführende enge Röhre; die ursprünglichen Blattspitzen stehen später am Schlaucheingang, die schleimabsondernde Keulenpapille des Blattunterlappens tritt hier meist deutlich hervor. Besonders merkwürdig ist, dafs der Schlaucheingang durch eine Klappe verschlossen ist (Fig. 185). Diese liegt einem

[1]) Es geschieht dies offenbar dadurch, dafs nach jedem seitlichen Segment in der Scheitelzelle ein ventrales gebildet wird.

[2]) Vgl. z. B. die Keimung von Colura ornata a. a. O. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg Vol. IX p. 28 ff.

Rahmen auf, der durch ein eigentümliches Auswachsen (und teilweise Übereinanderwachsen) einiger Zellen der Schlauchwand zu stande kommt. Die Klappe geht aus einer Randzelle des Blattunterlappens hervor. Sie hat an ihrer Basis ein Gelenk [1]), welches gestattet, daſs die Klappe leicht nach innen gebogen werden kann, während der Rahmen, dem die Klappe aufliegt, eine Öffnung nach auſsen verhindert. Wenn der Sack kein Wasser mehr enthält, wird er ebenso wie bei Physiotium ohne Zweifel durch Einschrumpfen der Klappe geöffnet sein.

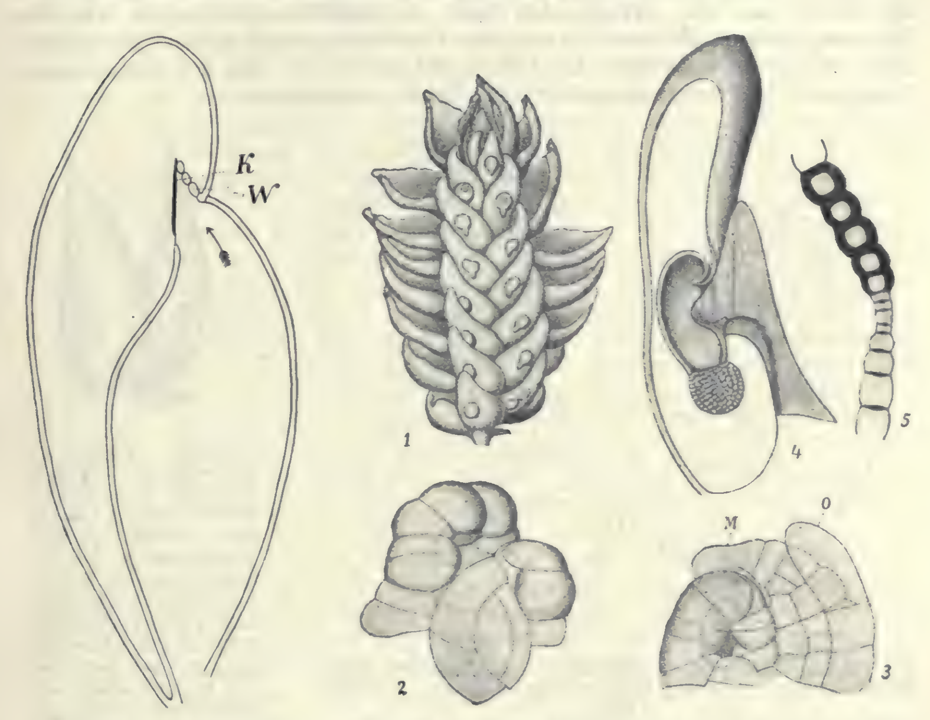


Fig. 185. Schematischer Längsschnitt, rechtwinklig auf die Klappe (*K*) geführt durch das Schlauchblatt von Colura Karsteni. *W* das Widerlager, welchem die Klappe aufliegt, diese hat unten ein Gelenk und kann, wie der Pfeil andeutet, nur nach innen sich öffnen.

Fig. 186. *1*, *4* Physiotium giganteum. Stämmchen, von unten; an den Wassersäcken schimmern die Vertiefungen durch, in welchen die Eingangsöffnungen liegen. *4* Halbierter Wassersack. *2*, *3*, *5* Ph. conchaeforme. *2* Scheitel, von oben, zwei junge Wassersäcke sichtbar; *3* junger Wassersack, von vorne; *O* Oberlappen des Blattes; *M* oberer Teil des Unterlappens; *5* Längsschnitt durch die Ansatzstelle der Klappe, das Gelenk zeichnet sich durch kleinere Zellen aus.

Die in Fig. 184 abgebildete Colura tortifolia beobachtete ich in lebenden Exemplaren in Britisch Guyana. Sie lebt, wie die andern Colura-Arten epiphytisch, und zwar auf Baumblättern. Die Colurablätter waren nicht wie die anderer blattbewohnender Lebermoose dem Baumblatte angeschmiegt, sondern aufgerichtet [2]). Die Klappe wird hier also

[1]) Betreffs des bei den verschiedenen Arten nicht übereinstimmenden Baus des Gelenkes verweise ich auf meine angeführten Abhandlungen.

[2]) Dies trifft wahrscheinlich für alle Colura-Arten zu. Jedenfalls für die schöne, groſse Colura Karsteni, wie ich früher (Flora 1893 p. 438) gezeigt habe.

nicht nur eine freie Verdunstung des Wassers, sondern auch ein Zurückfliefsen desselben verhindern, wozu bei engen Säcken freilich schon die kapillare Anziehung genügen wird. Tiere waren in den Säcken hier nicht vorhanden. Es wird auf diese Inquilinen unten zurückzukommen sein, zunächst seien die nicht minder merkwürdigen Gestaltungsverhältnisse der Physiotiumblätter kurz geschildert.

Physiotium ist ein Bewohner der kühlen, feuchten Bergregion verschiedener Tropengegenden, in Europa findet sich nur eine Art offenbar als Relikt aus der präglacialen Zeit an denselben Standorten wie die Hymenophylleen, die seine historischen Geschicke geteilt haben. Rhizoïden sind bei der europäischen Art (Ph. cochleariforme), von der ich lebende Exemplare in Norwegen untersuchte, nicht vorhanden.

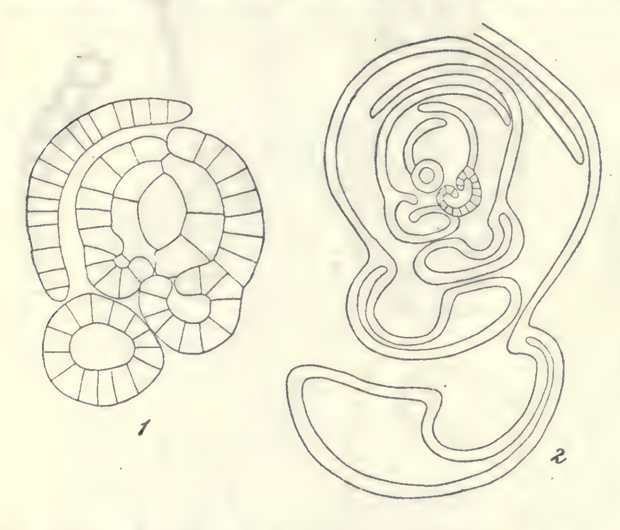


Fig. 187. Physiotium conchaefolium. Querschnitte durch Stammknospen. *1* höher (Scheitelzelle sichtbar), *2* tiefer. Vergr.

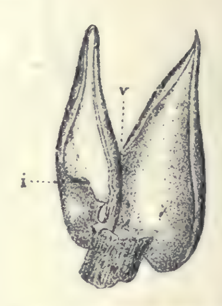


Fig. 188. Physiotium microcarpum. Freipräpariertes Blatt, ausgebreitet (vergr.). Links der einfach gebaute Wassersack. Er ist kahnförmig und hat eine weite Öffnung, man sieht, dafs auf der Blattoberseite eine Lamelle entspringt, die auch auf die Insertionsstelle des Wassersackes übergreift.

Die Wassersäcke sind hier sehr grofs und mit Ausnahme der sonderbaren Eingangsöffnung ganz geschlossen. Ihre Anordnung wird aus dem Querschnitt (Fig. 187) hervorgehen, der zugleich zeigt, dafs Amphigastrien hier überhaupt nicht vorhanden sind. Dies hängt, wie a. a. O. gezeigt wurde, damit zusammen, dafs das Stämmchen hier nicht eine dreiseitige Scheitelzelle besitzt, wie bei allen andern bis jetzt daraufhin untersuchten Lebermoosen, sondern eine zweischneidige (Fig. 187, *1*), es entstehen also nur zwei Reihen blattbildender Segmente, aus denen die Seitenblätter hervorgehen [1]). Die Entwicklung der Wassersäcke soll hier nicht näher geschildert werden; erwähnt sei nur, dafs zu ihrer Bildung nicht die ganze untere Segmenthälfte benützt wird, und dafs am Aufbau der Wassersäcke ein Auswuchs auf der Oberseite teilnimmt (ähnlich wie bei Fr. cornigera). Bei Phys. microcarpum finden sich (wie auch bei andern

[1]) Die Keimung von Physiotium ist bis jetzt unbekannt; es wäre von Interesse, zu erfahren, ob hier im Verlaufe der Einzelentwicklung der Übergang von der dreiseitigen zur zweischneidigen Scheitelzelle eintritt, wie dies z. B. bei dem Laubmoose Fissidens der Fall ist.

Arten) sehr einfach konstruierte Wassersäcke, deren Beschaffenheit aus Fig. 188 hervorgehen wird. Meist aber sind die Wassersäcke viel verwickelter gebaut (vgl. Fig. 186). Sie haben eine enge Mündung, die in einer Vertiefung liegt, der eigentliche Ausgang ist von zwei muschelschalenförmig aufeinander liegenden Stücken der Schlauchwand begrenzt, von denen das eine starr, das andere durch ein Gelenk beweglich ist. Die Klappe besteht aus toten Zellen mit zarten Aufsenwänden, bei Wasserentziehung schrumpft sie und läfst so den Eingang in den Schlauch frei; an ihrer Basis besitzt sie wie die von Colura ein Gelenk. Das Wasser, welches in dem Schlauche enthalten ist, mufs beim Verdunsten mit Ausnahme eines kleinen Bruchteiles durch die Schlauchwand hindurch, und da diese aus lebenden Zellen besteht, so können diese nicht nur das Wasser, sondern namentlich auch die in diesem gelösten Stoffe ausnützen.

Eine Verdunstung durch die toten Zellen der Klappen ist aber auf ein Minimum heruntergesetzt dadurch, dafs die Eingangsöffnung in einer Vertiefung liegt, die ihrerseits Wasser festhält, nach dem Verschwinden desselben aber mit feuchter Luft erfüllt ist. Wenn die Wasserzufuhr aufhört, verdunstet zunächst das der Pflanze oberflächlich anhaftende Wasser, die Wassersäcke sind schon durch ihre Lage auf der Unterseite vor raschem Wasserverlust geschützt. Sie verlieren zunächst wohl das Wasser, das im Vorhof zum Eingang ist, dann verdunstet der Wassersack selbst, die Luftblase in seinem Innern wird gröfser, das Wasser wird schliefslich alles verbraucht, die Klappe und der ganze Sack schrumpfen, füllen sich aber bei Befeuchtung in kurzer Zeit wieder mit Wasser, in dem aber meist eine oder einige Luftblasen zurückbleiben. Vielfach, aber durchaus nicht immer findet man in den Wassersäcken von Physiotium auch Tiere, allein keineswegs nur in diesen. Vielmehr ist seit langer Zeit bekannt, dafs in den Wassersäcken vieler Lebermoose mehr oder minder regelmäfsig Tiere sich finden. In denen einheimischer und tropischer Lejeunien und Frullanien sind es Rotatorien, die auch in den engeren Wassersäcken bei Radula pycnolejeunioïdes regelmäfsig vorhanden sind. Diese Tiere sind auf das Vorhandensein von Wasser angewiesen, aber ertragen zeitweilige Austrocknung, sie finden in den Wassersäcken günstige Wohnstätten, wie überhaupt die Moosrasen von zahlreichen niederen Tieren bewohnt sind. Für die Pflanze sind sie jedenfalls nicht nötig; dafs sie ihr Vorteile bringen (z. B. Düngung durch Exkremente) ist möglich. Die von Spruce und später von Zelinka ausgesprochene Vermutung, dafs die Wassersäcke ursprünglich infolge eines von den Tieren ausgeübten Reizes entstanden sind, ist ganz haltlos. Gerade in den weiten, grofsen Wassersäcken von Lejeunia (Ceratolejeunia und L. paradoxa, vgl. Flora 1893) sind Tiere gewöhnlich nicht anzutreffen, sie suchen mit Vorliebe die engeren Wassersäcke auf, in denen das Wasser sich offenbar länger hält.

Die Klappeneinrichtung der Colura- und Physiotium-Arten erinnert, wie schon erwähnt, an die Utriculariablasen, und da diese Tierfallen sind, lag es nahe, dasselbe für die Säcke dieser Lebermoose zu vermuten. Bei Physiotium cochleariforme, welches ich lebend untersuchte [1]), fand ich öfters Tiere in den Schläuchen, aber doch viel seltener, als man erwarten müfste, wenn die Pflanze insektivor wäre. Es fanden sich Tiere verschiedener Verwandtschaft (wie Tardigraden, Anguillulen, Crustaceen usw.), alles Wassertiere. Sie können, einmal in den Schlauch hineingelangt,

[1]) Vgl. Flora 1893 p. 451 ff.

wenn sie ihn nicht zu durchbrechen vermögen, nicht mehr heraus. Wenn das Wasser verschwindet, und die Klappe schrumpft, können sie hinausgelangen; aber da sie Wasserbewohner sind, werden sie bei Austrocknung nicht beweglich sein. Bei Ph. conchaefolium waren in den untersuchten Säcken keine Tiere vorhanden.

Wenn es auch wahrscheinlich ist, dafs aus der zersetzten Körpersubstanz der in den Schläuchen abgestorbenen Tiere lösliche Bestandteile von den Säcken aufgenommen werden, so spielt dieser Vorgang doch offenbar hier wie bei anderen Lebermoosen nur eine untergeordnete Rolle gegenüber der, welche den Säcken als Wasserbehälter zukommt.

Es wäre indes nicht richtig, wenn man alle Lebermoose als „hygrophile" betrachten wollte. Es giebt auch „xerophile" Anpassungen. Am einfachsten sprechen sich diese aus in der Fähigkeit mancher Formen, zeitweilige Austrocknung zu ertragen — eine Fähigkeit, die offenbar bei verschiedenen verschieden stark ausgebildet ist, was in der Beschaffenheit des Protoplasmas begründet sein mufs. Uns interessieren hier nur die Eigentümlichkeiten der Organbildung, die zum Auftreten dieser Trockenheit überstehenden Ruhezustände in Beziehung stehen. Solche weisen einige Marchantiaceen auf.

So Riccia inflexa, deren gefurchter Thallus bei Trockenheit durch Einbiegen der Ränder das zarte Assimilationsgewebe vor raschem Wasserverlust schützt[1]), und namentlich einige Marchantieen, deren Verhalten durch Mattirolo[2]) untersucht worden ist.

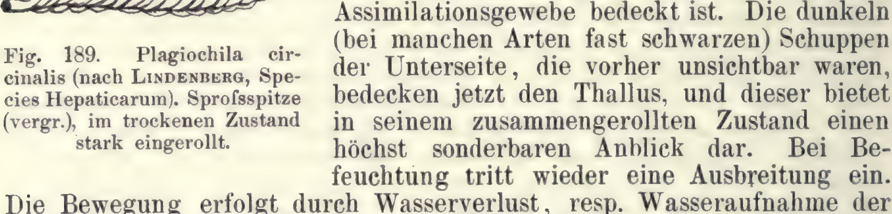


Fig. 189. Plagiochila circinalis (nach Lindenberg, Species Hepaticarum). Sprofsspitze (vergr.), im trockenen Zustand stark eingerollt.

Arten von Plagiochasma, Reboulia, Grimaldia, Fimbriaria und Targionia schliefsen bei Trockenheit ihren Thallus so, dafs das Assimilationsgewebe bedeckt ist. Die dunkeln (bei manchen Arten fast schwarzen) Schuppen der Unterseite, die vorher unsichtbar waren, bedecken jetzt den Thallus, und dieser bietet in seinem zusammengerollten Zustand einen höchst sonderbaren Anblick dar. Bei Befeuchtung tritt wieder eine Ausbreitung ein. Die Bewegung erfolgt durch Wasserverlust, resp. Wasseraufnahme der Zellmembranen in dem chlorophyllosen Teil des Thallus und bringt zweifelsohne das Assimilationsgewebe in eine geschützte Lage.

Grimaldia dichotoma kann in einer fast absolut trockenen Atmosphäre 7 Jahre in diesem Zustand des „latenten" Lebens verharren, ohne ihre Entwicklungsfähigkeit einzubüfsen, während in feuchtem Raume kultivierte Grimaldiasprosse im Exsikkator bald zu Grunde gehen. Derartige hygroskopische Bewegungen finden sich auch bei foliosen Formen: Fig. 189 zeigt ein Sprofsende von Plagiochila circinalis, welches im trockenen Zustand schneckenförmig eingerollt ist und so den Vegetationspunkt schützt durch Umhüllung mit älterem Gewebe[3]).

---

[1]) Synopsis Hepaticarum p. 794.

[2]) Mattirolo, Contribuzione alla Biologica delle Epatiche, Malpighia, anno II p. 181—204; ferner: nuove osservazioni sulla reviviscenza della Grimaldia dichotoma Raddi (Rendiconti della R. Accademia dei Lincei, Classe di scienze fisiche etc.). Seduta del 17. giugno 1894.

[3]) Dies ist freilich nur aus dem Verhalten der toten Pflanze geschlossen, an der lebenden ist die Frage experimentell noch nicht geprüft.

Weiter fortgeschritten ist die Anpassung an Trockenperioden bei den Formen, welche mit Reservestoffen ausgestattete Ruhezustände in Gestalt von Knöllchen bilden.

Historisches. Da die Knöllchenbildung bei den Lebermoosen ein Vorgang von grofsem biologischen Interesse ist, so mögen einige historische Angaben hier Platz finden. Der erste, der diese Erscheinung und zwar bei Anthôceros dichotomus beobachtete, scheint RADDI gewesen zu sein[1]). „RADDI fand in der Anschwellung am Ende der Wurzelstränge ein weifses, fast kugelrundes Körperchen, das er für eine Keimknospe hält.“ NEES v. ESENBECK vermutete, dafs sich diese Anthoceros-Art durch Sprossen aus den verdickten Enden ihrer starken Wurzeltriebe fortpflanze, worauf später auch STEPHANI hinwies[2]). — Inzwischen war auch bei andern Anthoceros-Arten Knollenbildung angegeben worden, so bei Anthoceros tuberosus aus Australien durch TAYLOR (vgl. die in der Synopsis Hepaticarum wiedergegebene Beschreibung, p. 791). — Für Riccien hat LINDENBERG[3]) bei einer am Kap wachsenden Riccia angegeben, dafs sie aus der Unterseite „hie und da gröfsere Sprosse . . ., welche an der Spitze in einen kugelförmigen oder länglichen Kopf verdickt sind, treibe, diese Form geht späterhin in eine Scheibe über und bildet sich wahrscheinlich zu einer neuen Pflanze aus“. Vermutlich handelt es sich hier also nicht um Knollenbildung, sondern um ventrale Ausläufer. Bei R. natans giebt er an (a. a. O. p. 479): „Sobald sie aber dem Ufer sich nähert oder auf dem Schlamme ruht, treibt sie aus der ganzen Unterhaut, auch aus den zu derselben gehörigen Fetzen (worunter er die Schuppen meint) dünne, zarte, rundliche, haarförmige, häufig gegliederte[4]) Wurzelfasern, die an den Gliedern gleich der Unterhaut gefärbt, sonst aber wasserhell oder durch eine Körnermasse getrübt sind. Oft verdicken sich diese Fasern keulen- oder kugelförmig, in welchem Falle sich der rote oder braune Farbstoff in diesem verdickten Ende häuft, welches später flach wird und zu einer neuen Pflanze sich entwickelt. — Diese LINDENBERGschen Angaben lassen allerdings höchstens vermuten, dafs bei den genannten Riccia-Arten Knollenbildung vorkommt, irgend welche genaue Einsicht geben sie nicht. Auch für Petalophyllum wird in der Synopsis hep. Knollenbildung angegeben. Bei einer in den Küstencordilleren von Venezuela von mir gefundenen Fossombronia-Art beobachtete ich Knollenbildung[5]), und neuerdings ist diese eingehender untersucht worden bei einer als Geothallus tuberosus beschriebenen Jungermanniee (welche Petalophyllum sehr nahe stehen dürfte), von DOUGLAS CAMPBELL[6]).

---

[1]) Vgl. die Angaben bei NEES v. ESENBECK, Naturgeschichte der europäischen Lebermoose IV p. 347.

[2]) Hedwigia 1887 p. 6.

[3]) LINDENBERG, Monographie der Riccien, Nova acta Acad. Caes. Leop. XVIII, 1.

[4]) Dies ist, wie oben erwähnt, sicherlich irrig, es handelt sich offenbar um eine ähnliche Erscheinung, wie man sie bei R. glauca beobachten kann, wo an älteren Riccienpflanzen einzelne Zellen zu Schläuchen auswachsen, die wie keimende Sporen an ihrem Ende eine Keimscheibe bilden. (Man hat neuerdings deshalb behauptet, dafs Rhizoiden zur vegetativen Vermehrung dienen könnten, was durchaus nicht der Fall ist.) Wir haben in diesem Falle eines der bei Lebermoosen seltenen Beispiele vor uns, wo bei der vegetativen Vermehrung (Regeneration) auf das Keimstadium zurückgegriffen wird. Wie ich nachgewiesen habe, ist dies dann der Fall, wenn die Pflanze unter ungünstigen äufseren Bedingungen war, womit ganz übereinstimmt, dafs die eben erwähnte Erscheinung beobachtet wird namentlich an alten, überwinterten Riccien. (Vgl. FELLNER, Keimung der Sporen von R. glauca. Jahresber. des akad. naturw. Vereins in Graz, 1. Jahrg. 1875.)

[5]) Vgl. RUGE, Flora 1893.

[6]) DOUGLAS CAMPBELL, New Californian Liverwort (Botanical gazette 1896). Derselbe: The development of Geothallus tuberosus, Annals of botany Vol. X Nr. XI etc. 1896.

Die Knöllchenbildung sei auf Grund eigener Untersuchungen hier kurz geschildert für eine Fossombronia und zwei Anthoceros-Arten.

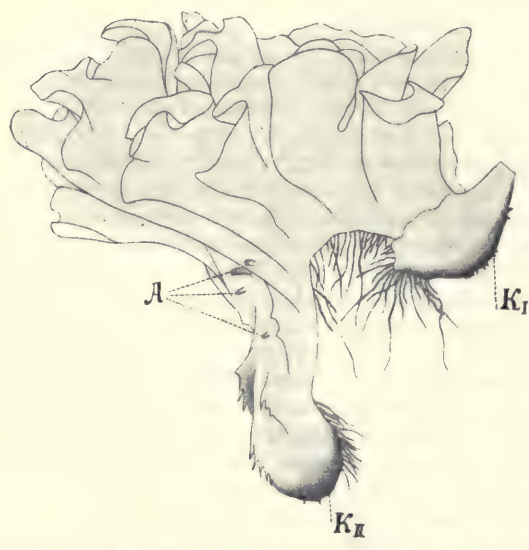


Fig. 190. Fossombronia tuberifera GOEBEL (gesammelt in Peleguen, Chile). 17 mal vergr. K_I alte Knolle, welche einen beblätterten Sprofs getrieben hat, dessen Ende sich abwärts biegt, nur noch reduzierte Blätter hervorbringt und zur neuen Knolle (K_{II}) anschwillt. *A* Archegonien auf der Oberseite des Sprosses.

Fossombronia tuberifera (wie ich sie nennen will[1]), vgl. Fig. 190) lebt einigermafsen ähnlich wie Adoxa moschatellina oder eine Kartoffel, d. h. sie bildet abwechselnd über den Boden tretende und knollig anschwellende, im Boden verborgene Sprosse, nur dafs dieser Vorgang sich an einer und derselben Sprofsachse mehrmals wiederholen kann. In Fig. 190 z. B. sieht man am hinteren Ende des Pflänzchens deutlich die alte Knolle (K_I). Aus ihr hat sich ein beblätterter Sprofs entwickelt, der über den Boden getreten ist. Er hat auf seiner Rückenseite auch einige Archegonien (*A*) hervorgebracht. Nachdem die Blattbildung ihren Höhepunkt erreicht hat (was sehr bald geschieht, da das ganze



Fig. 191. Fossombronia tuberifera. Sporogontragende Pflanze, in der Seitenansicht. Das Sporogon ist umgeben von einer glockenförmigen Hülle, die Spitze der Pflanze beginnt in den Boden einzudringen, wo sie zu einer neuen Knolle werden wird. 18 mal vergr.

[1]) Sie steht der von mir bei Tovar in Venezuela gefundenen Art offenbar nahe, ich fand sie zusammen mit Anth. argentinus (einer gleichfalls knöllchenbildenden Form) in einer aus Peleguen (Chile) stammenden Probe.

Pflänzchen sehr klein ist), krümmt sich der weiter wachsende Sprofs sehr scharf nach abwärts, die Blätter werden reduziert, sie erscheinen als nur wenig vortretende Säume und können — was die oberirdischen nie thun — aus ihrem Rand Haarwurzeln entwickeln. Die Sprofsspitze schwillt zur Knolle an (K_{II}), der Vegetationspunkt bleibt, gedeckt von den jüngsten Blattanlagen, erhalten, die oberirdischen Teile gehen bei Eintreten der trockenen Jahreszeit offenbar zu Grunde, das Knöllchen übersteht sie. Es kann, wenn es wieder austreibt, sich verzweigen und so einem kleinen Büschel von Pflanzen den Ursprung geben. Wenn sich ein Sporogon entwickelt, so setzt sich trotzdem die Pflanze meist durch einen Knollensprofs fort (s. Fig. 191).

Ähnlich wie bei der geschilderten Fossombronia verläuft offenbar auch die Knollenbildung bei Geothallus tuberosus, nur dafs hier, wie es scheint, der Stiel fehlt, welcher das Vergraben der Knöllchen in den Grund bei F. tuberifera (und den Anthoceros-Arten) besorgt. Charakteristisch für Geothallus ist, dafs der die Reservestoffe enthaltende Teil des Knöllchens durch eine oder zwei Lagen von Zellen mit dicken, dunklen Wänden abgegrenzt ist; die Knolle entsteht sowohl an fruktifizierenden, als an sterilen Sprossen.

Fig. 192. Anthoceros dichotomus. Thallusstück, etwa 17 mal vergr. Aus dem verdickten mittleren Teile entspringen zwei langgestielte Knollen, an der linken Hälfte des rechten Thalluslappens ist der Umrifs einer jungen Knolle sichtbar. (Die dunkleren Flecke links bezeichnen Nostockolonieen.)

Die Knöllchen der beiden untersuchten Anthoceros-Arten (Anth. dichotomus und Anth. argentinus) möchte ich gleichfalls als umgebildete Thalluszweige betrachten, deren Ende knollig angeschwollen und mit Reservestoffen gefüllt ist. Soweit das Material erlaubte, den Bau der Knöllchen zu untersuchen, wurde dieser übereinstimmend gefunden mit denen von Anth. tuberosus, über welche Ashworth[1]) einige Mitteilungen gemacht hat. Die Knöllchen sind umgeben von einigen Schichten leerer, korkähnlicher Zellen. Die inneren sind erfüllt mit Fett und Aleuron gleichenden kleinen Körnern.

Bei Anth. dichotomus (Fig. 192) stehen die Knöllchen auf der Thallusunterseite. Ich fand sie sowohl an sterilen, als an fertilen Thallusteilen, doch scheinen sie an ersteren mehr sich zu bilden. Sie entspringen an

[1]) Ashworth, On the structure and contents of the Tubers of Anthoceros tuberosus Taylor. (Memoirs and proceedings of the Manchester literary and philosophical society Vol. 41 p. I.)

dem mittelrippenartig verdickten Teile des Thallus (der aber von dem andern nicht scharf abgesetzt ist), sind langgestielt und mit Rhizoïden versehen. Angelegt werden sie schon nahe hinter dem Vegetationspunkt, was darauf schliefsen läfst, dafs sie keine Adventivsprosse, sondern Ventralsprosse sind. Statt des Stieles, der später offenbar ebenso wie der übrige Thallus zu Grunde geht, findet man zuweilen einen chlorophyllhaltigen Thalluslappen.

Bei Anthoceros argentinus[1]) entspringen die Knöllchentriebe teils seitlich, teils ventral. Fig. 193 zeigt, wie seitliche Thalluslappen nach abwärts sich krümmen, anschwellen und so zu durch ihre dunkle Färbung hervortretende Knöllchen werden. — Die Art der Keimung der Knöllchen ist unbekannt, die dem Herbar entnommenen entwickelten sich nicht mehr; da, wie es scheint, der Vegetationspunkt an den Knöllchen nicht erhalten bleibt, so ist anzunehmen, dafs aus unterhalb der Korkhülle gelegenen Zellen ein oder mehrere neue Vegetationspunkte hervorgehen, welche die Hülle sprengend zu Thalluslappen auswachsen.

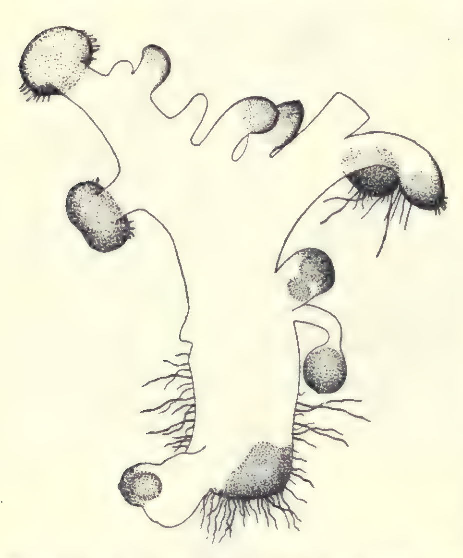


Fig. 193. Anthoceros argentinus. Thallus mit Knöllchen, offenbar aus der Keimung eines (an der Basis unten als Anschwellung noch sichtbaren) Knöllchens hervorgegangen. Die Knöllchen entstehen an sich abwärts biegenden und an der Spitze anschwellenden Randlappen.

Neuerdings beobachtete ich Knöllchenbildung auch bei einer Kultur von Anthoceros laevis, welche mir Herr Dr. Levier aus Florenz gesandt hatte. Die Knöllchen traten als weifsliche, mit Reservestoffen erfüllte Anschwellungen auf der Unterseite des Thallus in der Nähe der Vegetationspunkte auf, sie waren mit Rhizoïden versehen.

Dafs auch bei Riccien Knöllchenbildung vorkommt, ist zweifellos. Ich fand bei einer italienischen Riccia ganze Thallusglieder als lange, knöllchenähnliche Gebilde entwickelt dadurch, dafs die Thallusränder eingebogen und der unter dem Chlorophyllgewebe liegende Teil reichlich mit Reservestoffen gefüllt war, so dafs er schon äufserlich weifslich erschien. Stephani hat neuerdings[2]) Knöllchen bei R. bulbifera beschrieben, deren morphologische Natur aber aus der Beschreibung nicht ersichtlich ist.

Einigermafsen den oben erwähnten Fällen schliefst sich an die Brutknöllchenbildung, die bei Fegatella conica an Sprossen eintritt, die von anderen überwuchert und schliefslich zum Absterben gebracht werden, was sich auch künstlich hervorrufen läfst. Nur sind diese von Karsten[3]) näher untersuchten, als ventrale Adventivsprosse an der Mittelrippe entstehenden Gebilde

[1]) Vgl. Jack und Stephani in Hedwigia 1895 p. 317.

[2]) Stephani, Bulletin de l'herbier Boissier T. VI p. 333. Vgl. auch R. vesicata Taylor (Nov. Hep. in London Journal of botany 1846 p. 417).

[3]) G. Karsten, Beitr. zur Kenntnis von Fegatella conica Bot. Zeit 1887.

nicht für Trockenperioden eingerichtet, was ja der Thatsache entspricht, dafs Fegatella Standorte bewohnt, die ständig feucht sind. Knöllchen, die nur 7 Tage lufttrocken aufbewahrt waren, trieben nicht mehr aus; es liegt hier zwar ein Ruhestadium vor, aber nicht ein mit Trockenheit in Beziehung stehendes; wie in anderen Fällen wird die Fähigkeit, Austrocknung zu ertragen, offenbar auch hier durch den trockenen Standort bedingt, bezw. gesteigert. — Hingewiesen sei noch, dafs bei Farnprothallien (Anogramme-Arten) ganz analoge Knöllchenbildung vorkommt, wie sie oben von einigen Lebermoosen geschildert wurde.



Fig. 194. Stephaniella paraphyllina. Habitusbild eines Sprosses (Seitenansicht). Auf der Unterseite ein mit (meist abgerissenen und deshalb zu kurz erscheinenden) Rhizoïden besetzter Wurzelsprofs; auf der Seite entspringt ein Seitensprofs.

Eine weitere Eigentümlichkeit xerophiler Lebermoose ist, dafs sie tief in den Boden dringende Organe zur Wasseraufnahme bilden. Sehen wir hier ab von den Haarwurzeln der Marchantieen, deren Länge und Massenhaftigkeit damit in Beziehung steht, dafs die Thallusoberfläche kein Wasser aufnimmt, so ist hier namentlich zu erwähnen das Verhalten der Stephaniella-Arten [1]). Es sind dies foliose Lebermoose, die auf lehmigem, starker Austrocknung unterworfenem Boden wachsen; es sind kleine, 2—4 mm lange Pflänzchen, deren wurmförmige Gestalt an die der eben erwähnten Marchantieen im Trockenzustand erinnert. Die Stelle der Schuppen jener vertreten bei Stephaniella die muschelschalenartig zusammenneigenden Blätter, die den Stengel ganz einhüllen; die einzelnen Pflänzchen bilden feste, kompakt trocken harte Decken, welche auch den unterirdischen Teilen Schutz gewähren. Diese sind besonders auffallend (vgl. Fig. 194), sie dringen in den Boden ein und erreichen eine Länge bis zu 30 mm — also etwa das 8-fache der Laubsprosse. Diese bedeutende Länge gestattet ihnen, als viel ausgiebigere Organe der Wasseraufnahme zu dienen, als es die kleinen Haarwurzeln sind, die an ihnen und auch der Sprofsunterseite sich finden. Übrigens sind diese „Rhizome" mit sehr reduzierten Blättern versehen, sie entsprechen morphologisch den Flagellenästen, wie sie bei manchen Lebermoosen sich vorfinden, und offenbar können sie auch zu beblätterten Ästen auswachsen.

Die merkwürdigen Einrichtungen zum Festhalten von Wasser bei St. paraphyllina sind oben (p. 283) erwähnt worden. Zur xerophilen Lebensweise in Beziehung steht wahrscheinlich auch die Gestaltung eines anderen foliosen Lebermooses, der Bazzania filum [2]). Sie wächst auf rotem (offenbar öfters austrocknendem) Lehmboden, die Blattfläche

[1]) Vgl. J. B. Jack, Stephaniella paraphyllina Jack nov. gen. Hepaticarum. (Hedwigia 1894 p. 11.) — Die obige Darstellung nach eigener Untersuchung.

[2]) Vgl. Stephani, Hedwigia 1893 p. 206.

ist nur sehr wenig entwickelt, sie ist dem Stengel dicht angeprefst und hat mächtig verdickte Zellwände; die ganze Pflanze hat den steifen, starren Habitus, den viele Wüstenpflanzen aufweisen.

Welch grofse Bedeutung die Art und Weise der Wasseraufnahme auch für den anatomischen Aufbau des Thallus hat, tritt namentlich hervor bei den Marchantieen und Riccien. Dafs der anatomische Aufbau mit der Bewurzelung der ersteren in direktester Beziehung zur Wasseraufnahme steht, darauf habe ich schon früher hingewiesen[1]). Diese Lebermoose sind ihrerseits keineswegs alle trockenen Standorten angepafst; manche, wie Dumortiera, sind sogar wieder zurückgekehrt zu dem Verhalten der Mehrzahl der übrigen Lebermoose, und einige, wie Riccia natans, R. fluitans, kommen in schwimmenden Wasserformen vor; aber die typischen Vertreter dieser Gruppe sind dadurch ausgezeichnet, dafs sie Wasser nicht durch die ganze Körperoberfläche aufnehmen, sondern der Hauptsache nach durch ihre hier besonders stark entwickelten „Rhizoïden“ (vgl. p. 272). Dem entspricht auch das Vorkommen. In warmen, sonnigen Gegenden, wie z. B. in Südtirol, trifft man Jungermannieen nur in wenigen Vertretern, dagegen zahlreiche Marchantieen und Riccien, von denen z. B. Grimaldia fragrans und R. ciliata in Menge an sonnigen Standorten vorkommen; diese Formen haben, ihrem stark beleuchteten Standort entsprechend, auch ein sehr entwickeltes Assimilationsgewebe, das bei an schattigen Standorten sich findenden Angehörigen derselben Verwandtschaftsreihe eine bedeutende Rückbildung erfahren kann.

Charakteristisch ist bei den Marchantieen und Riccien namentlich, dafs im Assimilationsgewebe sich Lufthöhlen befinden. Diese entstehen, wie zuerst Leitgeb gezeigt hat, nicht etwa wie die Intercellularräume höherer Pflanzen durch Auseinanderweichen von Zellen, auch nicht durch eine von aufsen nach innen fortschreitende Spaltung, sondern sie stellen ursprünglich Einsenkungen in der Oberfläche dar, die dadurch entstehen, dafs bestimmte Punkte derselben (die immer da liegen, wo vier Zellen zusammenstofsen) in ihrem Wachstum zurückbleiben und so von den benachbarten Teilen überwachsen werden. Es bilden sich so grubenförmige Vertiefungen, die bei den meisten Riccien (den landbewohnenden Formen) sehr eng sind. Man überzeugt sich leicht, dafs diese Gruben Luft sehr festhalten und kein Wasser eindringen lassen. Wenn man auf einen Thallus von R. glauca einen Wassertropfen setzt, so breitet dieser sich nicht aus — der Thallus ist nicht benetzbar — und dringt auch nicht in die Gruben ein; selbst wenn man die Oberhaut durch einen Flächenschnitt abträgt und in Wasser legt, bleiben die Luftblasen zwischen den Zellen erhalten. Die obersten Zellen des dorsalen Thallusgewebes sind bei den Riccien chlorophylllos, bei manchen sind sie etwas erweitert und erschweren so das Eindringen von Wasser in die Luftkanäle noch mehr. Diese chlorophylllosen Zellen scheinen aber bei verhinderter, resp. erschwerter Transpiration auch imstande zu sein, Wasser in flüssiger Form auszuscheiden, wenigstens habe ich sie unter diesen Umständen bei R. lamellosa öfters mit kleinen Wassertröpfchen bedeckt gefunden. Überhaupt sind sie offenbar dazu bestimmt, die Wasserdampfabgabe zu übernehmen, sie sind reich an Wasser und decken den Wasserverlust aus den chlorophyllhaltigen Zellen. Bei Riccien, die an trockenen Stand-

[1]) Pflanzenbiol. Schilderungen II p. 222. Weiter ausgeführt sind diese Beziehungen in der angeführten Arbeit von Kamerling.

orten leben, sind oft mehrere Zellen (von oben gerechnet) chlorophylllos. Es ist dies die primitivste Form einer Epidermis. Bei R. fluitans und R. natans werden diese Luftkanäle ersetzt durch weite Kammern, was bei diesen teils in (resp. auf) dem Wasser, teils an feuchten Standorten lebenden Formen nicht verwundern kann. Diese Kammern münden aber nur mit einer engen (bei der Wasserform von R. fluitans meist wieder verschlossenen) Mündung nach aufsen, die Kammern werden nämlich überdacht durch das Flächenwachstum der Oberhaut. Nur bei R. crystallina münden die Kammern in ihrer ganzen Weite nach aufsen. Das ist aber eine Art, die, an feuchten Standorten vorkommend, rasch ihre Entwicklung bis zur Sporenreife durchmacht und dann abstirbt. Ein solcher leicht gefügter Bau ist nur da existenzfähig, wo keine ernsteren Ansprüche an ihn gestellt werden.

Der Typus: dorsale Luftkammern, die mit mehr oder weniger enger Mündung — der „Atemöffnung" — nach aufsen münden, ist in verschiedener Ausbildung bei der Marchantiaceenreihe verbreitet. Seit MIRBELS schöner Untersuchung ist ja March. polymorpha in den Lehrbüchern zum Vertreter der Lebermoose geworden, sehr mit Unrecht, weil sie eben nur eine der höchst specialisierten Formen darstellt. Eine eingehende Schilderung hier zu geben, ist nicht erforderlich, wohl aber sind die Beziehungen der Strukturverhältnisse zu den Lebensbedingungen um so mehr hervorzuheben, als dieselben gerade hier sehr lehrreich sind. Die Decke, welche die Luftkammern überdacht, ist mehr oder minder scharf als „Epidermis" ausgebildet, sie besteht aus chlorophylllosen Zellen mit verdickten kutikularisierten Aufsenwänden bei xerophilen Formen, wie Oxymitra, Plagiochasma-Arten, während bei dem an feuchten Standorten lebenden Cyathodium gerade die Oberhautzellen des (der Hauptsache nach nur aus zwei Zelllagen bestehenden) Thallus Chlorophyll führen. Die andern Formen bewegen sich — je nach ihren Lebensbedingungen — zwischen diesen beiden Extremen. Die Atemöffnungen haben einen dreifachen Zweck, von dem nur der eine in ihrem Namen Ausdruck findet. Einmal (wie selbstverständlich) stellen sie die Ein- und Austrittsstellen für Kohlensäure und Sauerstoff zu dem Assimilationsgewebe dar, sodann verhindern sie das Eindringen von Wasser, und endlich können sie auch für die Regelung der Wasserverdunstung herangezogen werden — sie sind zwar ihrer Entstehung nach von den Spaltöffnungen, wie wir sie bei den „Gefäfspflanzen" (und innerhalb der Bryophytenreihe an den Sporogonien, von Anthoceros und denen vieler Laubmoose) finden, verschieden, gleichen ihnen aber in ihrer Funktion. — An der Bildung der Atemöffnungen beteiligen sich stets mehrere Zellen, welche der Öffnung angrenzen. Je nachdem sich diese nur durch Wände rechtwinklig auf die Oberfläche oder durch solche parallel denselben teilen, entstehen „einfache" oder „kanalförmige" Atemöffnungen. Letztere finden sich bei Marchantia (Fig. 195) und Preissia am Thallus und den „Fruchtköpfen" der übrigen Arten, die am Thallus einfache haben. Die einfachen Atemöffnungen sind über den Thallus erhoben auf einer warzenförmigen Hervorragung, es trägt dies dazu bei, dafs Wasser leicht abfliefsen kann; da die Öffnungen eng sind, so kann Wasser nicht eindringen. Dies gilt auch für die kanalförmigen Öffnungen, und von besonderem Interesse ist, dafs, wie oben erwähnt, bei der Wasserform von Riccia fluitans die Öffnungen verschlossen werden. Dasselbe war der Fall bei einer von mir gefundenen, von RUGE[1]) näher

[1]) RUGE, Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora 1893 p. 294.

beschriebenen Wasserform von Marchantia polymorpha. Bei dieser hatte die untergetauchte Lebensweise die Bildung der Luftkammern an manchen Stellen des Thallus verhindert; wo mit Luft gefüllte Kammern vorhanden waren, waren die Atemöffnungen geschlossen durch papillenartiges Auswachsen der Zellen des unteren Ringes der Spaltöffnungen. Bei Dumortiera endlich, einer mit Vorliebe im Sprühregen von Wasserfällen, an Steinen, in Bächen u. s. w. wachsenden Gattung, findet, offenbar ursprünglich veranlafst durch diese Lebensverhältnisse[1]), eine merkwürdige Rückbildung statt: die Luftkammerschicht wird zwar im Vegetationspunkt noch angelegt, aber sehr bald zerstört. Dies Lebermoos verhält sich also schliefslich ganz wie etwa eine Pellia, die zwar meist auf dem Lande lebt, aber auch Wasser direkt von aufsen aufnimmt.

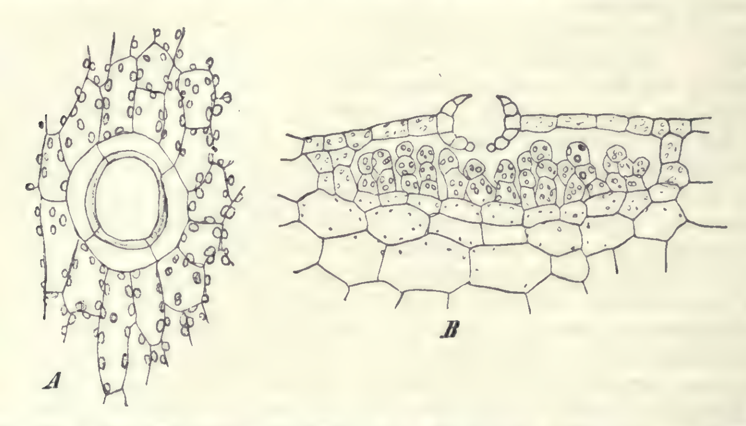


Fig. 195. (Nach Strasburger.) Atemöffnung von Marchantia polymorpha. *A* in Flächenansicht; *B* im Durchschnitt des Thallus. Vergr.

Dabei ist von Interesse, dafs die Rückbildung verschieden weit gehen kann. Bei den meisten Arten erkennt man noch eine Areolierung, welche den zerstörten Luftkammern entspricht, und es sprofst das hier später frei zu Tage liegende Assimilationsgewebe aus dem Boden der Luftkammern hervor. Ich habe aber a. a. O. auch eine Art beschrieben, bei der das nicht mehr der Fall ist, und bei der der Durchschnitt durch die älteren Thallusteile ein ähnliches Bild wie etwa von Pellia oder Monoclea bietet: d. h. das Chlorophyll ist in der äufseren Zelllage des Thallus vorhanden; es mag dahingestellt bleiben, ob die von mir untersuchte Art identisch ist mit D. trichocephala, von der D. Campbell (Mosses and ferns p. 49) später Analoges angegeben hat.

Was die Beziehungen der Atemöffnung zur Transpiration anbelangt, so ist klar, dafs um so weniger rasch der Wasserdampf entweichen wird, je enger die Öffnung ist. Thatsächlich finden wir diese auch bei xerophilen Formen enger als bei hygrophilen. Besonders von Interesse ist, dafs bei manchen Formen ein Verschlufs der Öffnungen eintreten kann. Ich habe darauf bei Preissia commutata zuerst aufmerksam gemacht[2]);

[1]) Worauf ich schon S. II p. 223 hingewiesen habe. Spätere Autoren haben sich dieser Auffassung angeschlossen.

[2]) Goebel, Die Muscineen, Schenks Handbuch der Botanik, 9. Lieferung, Berlin 1882 p. 327: „Nach dem, was ich bei Preissia, wo der unterste Ring aus vier Zellen besteht,

bei Mach. polymorpha ist sie nicht vorhanden. Wie aus meiner in der Anmerkung angeführten Beobachtung und der Abbildung (Fig. 196) hervorgeht, ist es der unterste Zellring, welcher den Verschlufs, resp. die Verengerung der Atemöffnung herbeiführt, und dasselbe hat KAMERLING für die Atemöffnungen auf den Fruchtköpfen anderer Arten bestätigt. Der Verschlufs findet statt bei Wasserentziehung, während bei starker Turgescenz die Spalten offen stehen. Bei Preissia, einer auf Felsen, an Mauern und ähnlichen nicht stets feuchten Standorten wachsenden Form, ist die Ausmündung der Spalte ohnedies enger als bei Marchantia; die untersten Zellen (ihre Zahl variiert von 3—6, meist aber sind es vier) springen vor, so dafs die Spaltöffnung vierarmig ist. Die Oberfläche der Zellen, welche den Atemöffnungskanal begrenzen, ist mit Wachskörnchen überzogen (ähnlich auch bei Marchantia) und dadurch für Wasser nicht benetzbar. Aufserdem ist die Atemöffnung auch an ihrer äufseren Mündung enger als in der Mitte. Setzt man auf einen dünnen Preissiathallus einen Wassertropfen, so sieht man, dafs dieser nicht imstande ist, die Luft in der Atemöffnung zu verdrängen, es wird also das darunter liegende Gewebe vollständig vor Benetzung geschützt. Ein vollständiger Verschlufs der Spalte (resp. der Spalten) tritt übrigens bei Preissia nicht immer ein, aber es ist nicht zu bezweifeln, dafs auch schon eine Verengerung der Spalte von Vorteil für die Regulierung der Transpiration sein wird. Bei den einfachen Spalten ist die Verengerungsfähigkeit meist eine eng begrenzte. Dafs an den Fruchtköpfen die tonnenförmigen (hier meist verschlufsfähigen) Atemöffnungen auch da angebracht sind, wo die vegetativen Teile einfache haben, hängt, wie schon RUGE hervorgehoben hat, offenbar damit zusammen, dafs jene eines kräftigeren Transpirationsschutzes bedürfen[1]) als diese. Besonders eigentümlich ist der Bau von Exormotheca, von welcher Gattung ich die afrikanische E. Holstii untersuchte[2]). Hier ist der Thallus mit so hohen Luftkammern versehen, dafs er, von oben gesehen, weifs erscheint, und die Atemöffnungen liegen auf hohen, schornsteinartigen Hervorragungen. Offenbar wirkt die Luftschicht, die hier im Thallus über dem Assimilationsgewebe liegt, als eine Art Isolator gegen zu starke Erwärmung, ähnlich wie es bei manchen Laubmoosen, z. B. Bryum argenteum, durch lufthaltige (abgestorbene) Blattteile geschieht.

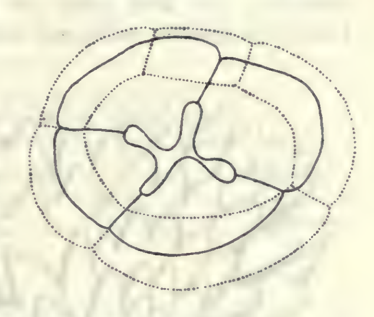


Fig. 196. Preissia commutata. Atemöffnung, von unten, stark vergr.

Übrigens finden sich bei Fegatella conica — welche feuchte Standorte bewohnt — unter den Atemöffnungen schnabelförmig ausgezogene,

---

gesehen habe, glaube ich annehmen zu dürfen, dafs denselben die Fähigkeit zukommt, die Atemhöhle unten zu verschliefsen, dafs dieselben also wirklich als Schliefszellen funktionieren. Es ist also nicht ganz richtig, wenn KAMERLING (a. a. O. p. 37) sagt, dafs die bei vielen Arten sehr ausgeprägte Verschlufsfähigkeit der Atemöffnungen der Marchantiaceen bis jetzt unbekannt geblieben sei."

[1]) Es ist dies freilich zunächst nur da einleuchtend, wo die Antheridienstände gestielt sind, nicht aber bei den sitzenden von Fegatella u. a. Die Luftkammern sind hier klein und dienen der Hauptsache nach nur der Atmung. Die Herabsetzung der Transpiration kann aber den Antheridien zu gute kommen, welche zur Entleerung usw. Wasser bedürfen.

[2]) Vgl. auch SOLMS-LAUBACH, Über Exormotheca Mitten, eine wenig bekannte Marchantiaceengattung, Botan. Zeit 1897 p. 1.

chlorophyllarme Zellen, welche die Transpiration steigern, als Verdunstungszellen funktionieren [1]). Auch sonst steht die Ausbildung des Assimilationsgewebes bei diesen Lebermoosen offenbar zur Transpiration (wie zur Lichtintensität) in Beziehung. Als Assimilationsgewebe funktionieren im einfachsten Falle die Seiten- und Bodenwände der Luftkammern, bei Cyathodium die Aufsendecke. So ist es auch bei den Keimpflanzen von Marchantia polymorpha, während später aus dem Boden [2]) der Kammer die konfervenartig gegliederten Zellfäden hervorsprossen, die sich auch bei Boschia, Preissia, Lunularia, Fegatella, Targionia finden, während bei Reboulia, Grimaldia, Fimbriaria, Duvalia und einigen Plagiochasma-Arten das ganze unter der Oberhaut liegende Gewebe scheinbar ein völlig regelloses, von kleineren und gröfseren unter sich in Verbindung stehenden Lufthöhlen durchsetztes Kammerwerk darstellt. Dies kommt daher, dafs aus den Wänden und Decken der Luftkammern Zellplatten in die Kammern hineinwachsen und dieselben so durch unvollständige Scheidewände führen. Je enger die Verbindungen zwischen den einzelnen Kammern und den Atemhöhlen sind, desto langsamer wird die Transpiration vor sich gehen; es sind die einzelnen, verschiedenen Lebensbedingungen angepafsten Formen daraufhin aber noch nicht genauer untersucht. — Weniger Interesse würde für uns die Besprechung des bei vielen dickeren Marchantieen und Riccien unter dem Assimilationsgewebe liegenden Speichergewebes haben, in welchen namentlich auch Wasser gespeichert wird. Als der Wasserspeicherung dienend dürfen wir wohl auch die Schleimbildung betrachten, die bei vielen Lebermoosen vorkommt, und zwar bei Marchantieen und Anthoceroteen [3]). Bei Marchantieen finden wir Schleimzellen teils einzeln, teils wie bei Fegatella in Zügen angeordnet (betreffs der Einzelheiten vgl. die angeführte Litteratur). Bei manchen Anthoceros-Arten (offenbar auch bei Dendroceros) finden sich im Thallus Schleimhöhlen — bei Anth. glandulosus z. B. in erstaunlich grofser Zahl, die selbst noch in neuester Zeit bei verschiedenen Anthoceros-Arten als „Luftgänge“ beschrieben worden sind. Es erfolgt die Schleimbildung hier nicht wie

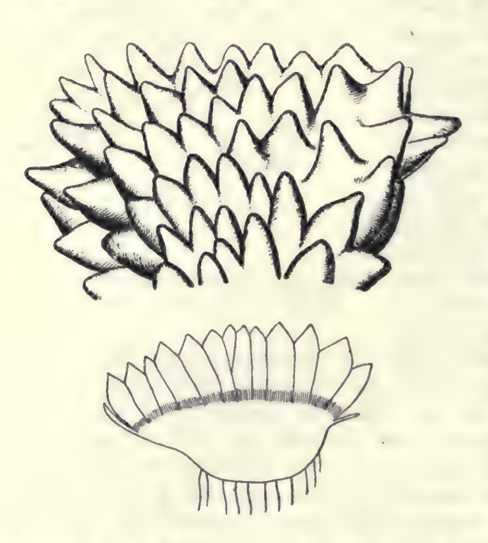


Fig. 197. Exormotheca Holstii. Thallusstück, Oberansicht, unten (schwächer vergröfsert) im Durchschnitt. Das assimilierte Gewebe ist durch Schraffierung angedeutet.

---

[1]) Vgl. Kamerling a. a. O.

[2]) Zuweilen auch aus den Seitenwänden oder der Decke derselben.

[3]) Bei beiden von mir nachgewiesen. Vgl. Zur vergl. Anatomie der Marchantieen, Arb. des bot. Instituts in Würzburg II p. 529 ff. Meine Untersuchungen über Schleimbildung bei Anthoceros sind mit seinen eigenen mitgeteilt von Ruge a. a. O. Betreffs der Marchantieen vgl. auch Prescher, Die Schleimorgane der March. In Sitz-Ber. der Wiener Ak. der Wissensch. Bd. LXXXVI Abt. 1.

bei den Marchanticeen in den Zellen, sondern intercellular[1]). Ein experimenteller Beleg für die Bedeutung der Schleimbildung ist hier nicht geliefert, es ist immerhin auffallend, dafs sie bei einer hygrophilen Form wie Fegatella so stark ausgebildet ist; indes ist die oben angenommene Funktion immer noch wahrscheinlicher als die ihr von Leitgeb zugeschriebene mechanische. Dafs bei manchen thallosen Lebermoosen (Preissia, Blyttia u. a.) auch Sklerenchymfasern sich finden, sei hier nur kurz erwähnt, da eine eingehende anatomische Behandlung nicht im Plane dieses Buches liegt.

Erwähnt sei nur, dafs bei manchen Formen mit stark verdickten Zellmembranen die Verdickung offenbar der Hauptsache nach nicht mechanisch in Betracht kommt, sondern für die Wasserspeicherung. Die Membranen sind quellbar und können um so mehr Wasser einlagern, je dicker sie sind, damit dürfte z. B. die starke Verdickung der Wandungen der Stamm- und Blattzellen z. B. von Lepicolea ochroleuca zusammenhängen. Im übrigen ist die Gewebegliederung in den Stämmchen der foliosen Formen eine so einfache, dafs sie hier keiner weiteren Erörterung bedarf.

Welche Rolle der Hydrotropismus bei der Substratrichtung der Lebermoose spielt, bedarf noch genauerer Untersuchung. Auch der Geotropismus ist eigentlich nur für die Marchantieen näher untersucht; bei den rinden- und blattbewohnenden Formen kann negativer Geotropismus, wenn er überhaupt vorhanden ist, nur schwach ausgeprägt sein, da sie nach allen Richtungen hin dem Substrat angeschmiegt wachsen.

2) Beziehungen zum Lichte. Auf die Gestaltung sowohl der thallosen als der beblätterten Lebermoose ist das Licht von erheblichem Einflufs. Etiolierte Sprosse von Marchantieen und anderen thallosen Formen wachsen aufrecht[2]) und bleiben schmal und zusammengefaltet; die Flächenentwicklung des Thallus erfolgt, ebenso wie seine charakteristische anatomische Ausbildung, nur bei entsprechender Beleuchtungsstärke[3]). Dieser Einflufs des Lichtes auf das Flächenwachstum kann sich sogar nur auf die eine Thallushälfte erstrecken; ich traf in Venezuela an Baumrinden eine Blyttia, die häufig nur einen Flügel hatte — den vom Substrate abstehenden —, der andere, ihm dicht anliegende, war nur angedeutet oder verkümmert. Ähnliches tritt auch an beblätterten Jungermannieen ein, die an Töpfen angeschmiegt wachsen und ihr Licht von oben erhalten. Dann steht eine Blattreihe vom Substrate ab, die andere verkümmert bis auf kleine Rudimente[4]). Dies entspricht der

---

[1]) Wie bei manchen Alpenpflanzen; vgl. Lazniewski, Beitr. zur Biologie der Alpenpflanzen. Flora 18.

[2]) Dies kann auch bei beleuchteten Sprossen geschehen, wenn sie in sehr feuchter Luft kultiviert werden (vgl. Kamerling a. a. O.).

[3]) Bei schwachem Lichte aus Brutknospen erzogene Marchantiapflanzen zeigen eine sehr verlangsamte Entwicklung und verharren auf einer niedern Stufe der Gewebebildung. Vgl. Stahl, Über den Einflufs des sonnigen und schattigen Standorts, Jenaische Zeitschr. für Naturw. XVI. Bei etiolierten Trieben von Fegatella finde ich das Assimilationsgewebe meist nur in Form einzelner Zellen (statt von Zellreihen) in den Randteilen gar nicht entwickelt.

[4]) Vgl. auch Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig, 1870 p. 70. Frank spricht sich über die Ursache der Verkümmerung nicht aus, scheint aber den Platzmangel dafür zu halten. Meiner Ansicht nach liegt eine Lichtwirkung vor, denken wir uns die Pflanzen zunächst dem Topfe dicht anliegend, die beiden Reihen von

schon im allgemeinen Teile angeführten Thatsache (s. p. 207), dafs an etiolierten Sprossen von Jungermannieen die Blätter auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen bleiben. Was hier künstlich und gelegentlich herbeigeführt wird, kommt in der freien Natur bei einigen Formen regelmäfsig vor. An schwach beleuchteten Standorten, z. B. in Höhlen oder auf dunklen Waldstellen, wachsen Lebermoose von eigentümlichem Habitus, wie er sonst bei Keimpflanzen oder halbetiolierten Sprossen auftritt: die Blätter sind nur schwach entwickelt, meist in Gestalt von Zellreihen, die Assimilation wird der Hauptsache nach durch die dazu besonders ausgerüstete Sprofsachse besorgt. Es sind dies teilweise die Formen, die oben als „rudimentär“ aufgeführt wurden.

Bei den meisten dürfte es sich um ein Stehenbleiben auf einem Entwicklungsstadium handeln, das von anderen überschritten wird, und dieses Stehenbleiben steht wahrscheinlich zu den Standortsverhältnissen, namentlich der schwachen Lichtintensität, in Beziehung; experimentelle Untersuchungen darüber liegen leider nicht vor.

In Beziehung zum Lichte stehen wenigstens in vielen Fällen auch die eigentümlichen Färbungserscheinungen der Vegetationsorgane mancher Lebermoose. Bei vielen sind diese rein grün, aber manche Formen weichen auffallend ab. Jedermann kennt die dunkelkupferfarbigen Frullaniarasen auf den Rinden unserer Bäume, noch auffallender ist die dunkle Färbung von Frullania atrata und F. atrosanguinea, die in grofsen Strängen in den feuchten südamerikanischen Bergwäldern von den Bäumen herabhängen. Besonders fiel mir die dunkle Färbung bei verschiedenen antarktischen (von Will in Südgeorgien gesammelten) Jungermannieen auf. Auch die felsenbewohnenden Gymnomitrien zeigen eine solche dunkle Färbung, die hier wie in anderen Fällen offenbar nur an den dem Lichte ausgesetzten Teilen sich entwickelt und auf dem Vorhandensein von (ursprünglich natürlich im Protoplasma gebildeten) in der Zellmembran abgelagerten Farbstoffen beruht. Rote Farbstoffe sind ziemlich verbreitet, so bei Physiotium, Scapania undulata u. a.; ferner haben die Schuppen mancher Marchantiaceen (teilweise auch die Thallusunterseite) eine blaurote Färbung, und bei manchen Fossombronia-Arten ist die Zellwand der Rhizoïden violett gefärbt. Man wird wohl Stahl zustimmen, wenn er die Dunkelfärbung mancher Lebermoose (die auch bei vielen Laubmoosen wiederkehrt) mit der stärkeren Wärmeabsorption in Beziehung bringt[1]); aber eine experimentelle Behandlung der Frage steht noch aus; die kurzen Angaben von Jönsson[2]), dafs dunkelfarbige Frullania Tamarisci einen schwächeren Respirations- und Assimilationsgaswechsel zeigen als grüne Exemplare, bieten noch keine genügende Basis zur Entscheidung der Frage.

Ganz unbekannt ist, ob der gelben Färbung, die z. B. bei manchen Lepicolea-Arten vorkommt, eine biologische Bedeutung zukommt.

Seitenblättern dem Substrat angeschmiegt und gleichmäfsig entwickelt. Fällt jetzt das Licht von oben ein, so werden nicht nur die transversal-heliotropischen Blätter, sondern auch die Sprofsachse eine Drehung um 90° erfahren und dadurch eine Blattreihe zwischen das Stämmchen und die Topfwand zu liegen kommen, also dem Lichte fast ganz entzogen bleiben. Ganz dieselben Erscheinungen habe ich auch bei zweizeilig verzweigten Laubmoosen (Hypnum-Arten) beobachtet. Wenn diese mit der einen, zweigtragenden Seite einem Baumstamm anliegen, so wird hier die Zweigbildung unterdrückt und bleibt also auf eine Seite beschränkt.

[1]) Stahl, Über bunte Laubblätter. Annales du jardin bot. de Buitenzorg Vol. XIII, p. 168.

[2]) Comptes rendus de l'Acad. des sciences 21 Août 1894.

3. Beziehungen zu anderen Organismen. Hierbei kommt (abgesehen von den oben erörterten tierischen Inquilinen) in Betracht einmal die Symbiose von Nostoc mit Blasia und Anthoceros, andererseits der Schutz gegen Tiere. Die Schleimhöhlen der Anthoceroteen sind ganz regelmäfsig von Nostockolonieen bewohnt. Die beweglichen Fadenstücke von Nostoc (die Hormogonien) dringen in die Schleimspalte ein und wachsen innerhalb derselben zu einer Nostockolonie heran. Diese übt auf die Schleimhöhle eine eigentümliche Wirkung aus: die Spalte wird geschlossen und die Wandzellen der Höhle wachsen zu Schläuchen aus, welche sich verzweigen und unter sich und mit der Nostockolonie in so innige Berührung treten, dafs es aussieht, als ob ein parenchymatisches Gewebe vorhanden sei, in dessen Intercellularräumen sich Nostoc befindet[1]). Ebenso sind die Blattohren von Blasia regelmäfsig von Nostoc bewohnt (gelegentlich traf ich auch andere Cyanophyceen darin), welches eine Vergröfserung „des Ohres“ bedingt und die Bildung eines (aus einer Zelle bestehenden) vielfach verzweigten Schlauches, der in die Nostockolonie hineinwächst. Wie diese Symbiose aufzufassen ist, darüber fehlen uns noch alle experimentellen Belege. Hervorzuheben ist, dafs hier wie sonst (Azolla, Gunnera) die Cyanophyceen nur in schleimbildende Hohlräume einwandern, und es macht den Eindruck, als ob sie in diese hineingelockt würden. Sie finden dort geschützte Wohnräume. Ob ihr Wirt einen Vorteil von ihnen hat, mufs dahingestellt bleiben. Ich habe früher (Muscineen p. 360) vermutet, dafs die Nostockolonieen als Feuchtigkeitsreservoire dienen könnten (vermöge ihres wasserhaltenden Schleimes), andere schreiben ihnen die Fähigkeit der Assimilation freien Stickstoffs — also eine ähnliche Rolle wie den Knöllchenbakterien der Leguminosen — zu; das alles sind zunächst nur Vermutungen, die nur experimentell bewiesen oder widerlegt werden können.

Viele Lebermoose werden von Tieren, namentlich Schnecken, nicht gefressen[2]), was wohl meist auf dem Vorhandensein bestimmter „Schutzstoffe“ beruht, da mechanische Schutzmittel nur bei solchen in Betracht kommen können, die stark verdickte Zellmembranen haben; auch läfst sich leicht beim Kauen bei vielen Lebermoosen ein unangenehmer Geschmack konstatieren, und ausgelaugte Pflanzen werden gefressen.

Es liegt nahe, das Geschütztsein der Lebermoose gegen Tierfrafs, sowie den eigentümlichen Geruch, den manche Arten besitzen, mit dem Vorhandensein der Ölkörper[3]) in Verbindung zu setzen, wofür freilich kein experimenteller Beweis vorliegt. Die Ölkörper liegen in Einzahl (Marchantieen) oder Mehrzahl in den Zellen, sie bestehen aus einer Grundsubstanz (einem Stroma), dem Tropfen fettiger Substanzen eingelagert sind, aufserdem bei Marchantieen Gerbstoff, bei anderen vielleicht auch geringe Mengen ätherischer Öle. Jedenfalls sind die hier abgelagerten Stoffe ihrem ganzen Verhalten nach als Exkrete zu bezeichnen (sie finden sich z. B. auch bei im Dunkeln neu gebildeten Teilen), ohne dafs es bis jetzt möglich wäre, ihre Bedeutung im Stoffwechsel näher festzustellen. Küster vermifste sie bei Untersuchung einer gröfseren Anzahl von Lebermoosen nur bei Riccia lamellosa, Oxy-

---

[1]) Vgl. Leitgeb, Lebermoose V. 16.

[2]) Vgl. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jena 1888 p. 1888.

[3]) Vgl. W. v. Küster, Die Ölkörper der Lebermoose und ihr Verhalten zu den Elmioplasten. Inaug. Dissert. Basel 1894, daselbst ist die ältere Litteratur citiert. Stahl hat die Ölkörper als „Schutzkörper“ bezeichnet.

mitra pyramidata, zwei Clevea-Arten, Metzgeria furcata[1]) und Metzgeria pubescens, Jung. bicuspidata und J. Michauxii, während z. B. andere Riccia-Arten sie besitzen; den Anthoceroteen scheinen sie ganz zu fehlen.

Fertile Sprosse und Schutz der Sexualorgane resp. der Sporogonien.

Der Bau der Geschlechtsorgane und ihrer Produkte wurde in der Einleitung geschildert (p. 236 ff.). Hier ist zweierlei anzufügen, einmal die Verteilung der Geschlechtsorgane und sodann die Einwirkung, welche das Auftreten der Geschlechtsorgane auf die Vegetationsorgane hat, eine Einwirkung, die sich ausspricht in Gestaltveränderungen der Vegetationsorgane und in dem Auftreten von Hüllen für die Sexualorgane, resp. Sporogonien.

a) Verteilung. Auf das monöcische oder diöcische Verhalten soll hier nicht näher eingegangen werden, da es selbst innerhalb einer und derselben Gattung (z. B. bei Pellia) bei den einzelnen Arten verschieden sein kann. Dafs diöcische Formen beim Fehlen der männlichen Pflanzen nicht fruktifizieren, ist selbstverständlich und tritt besonders auffallend bei Lunularia vulgaris hervor, die, schon seit langem (wahrscheinlich auf Orangenkübeln) aus Südeuropa zufällig in nur weiblichen Exemplaren[2]) eingeschleppt, sich durch Brutknospen reichlich vermehrt hat; es treten zwar Archegonienstände, aber keine Sporogonien auf. Bei den thallosen Formen sitzen die Geschlechtsorgane immer auf der Rückenseite (Oberseite) des Thallus. Es gilt dies, wie Fig. 139 und 140 zeigen, auch für Riella, wo nur das Vorhandensein des Flügels die Anordnung anders erscheinen läfst: die Antheridien sitzen eingesenkt in dem hier mehrschichtig werdenden Flügel, die Archegonien auf beiden Seiten desselben. Nach dem Entstehungsort der Archegonien hat Leitgeb die Jungermannieen in akrogyne und anakrogyne eingeteilt: bei den ersteren (zu denen die Mehrzahl der foliosen Formen gehören) wird der Scheitel zur Archegonienbildung aufgebraucht, bei den anderen nicht. Doch nähert sich Calobryum den akrogynen Formen insofern, als hier terminale Gruppen von Antheridien und Archegonien sich finden (Fig. 167).

Fassen wir zunächst die Verteilung der Sexualorgane bei den anakrogynen Jungermannieen und den Marchantieen ins Auge, so lassen sich zweierlei Formen derselben unterscheiden: entweder die Verteilung ist eine regellose (so z. B. bei Riccia, Fossombronia, die Antheridien von Pellia u. a.), oder es bilden sich mehr oder minder scharf abgegrenzte Gruppen oder Stände der Geschlechtsorgane. Im ersteren Fall (und zuweilen auch im letztern) wachsen die Sprosse nach der Bildung der Sexualorgane weiter; wenn sie als Kurztriebe ausgebildet sind (wie in dem Fig. 198 abgebildeten Falle), sind sie natürlich von den vegetativen Ästen noch mehr abgegrenzt. Die primitivere Verteilung ist wohl die diffuse, wie sie bei Riccia sich findet. Die Archegonienhälse ragen hier über die Thallusoberseite hervor, während der untere Teil in einer Grube sich befindet. Auch die Antheridien sind versenkt, diese aber vollständig. Die Mündung

[1]) Ob die von Stahl als Ölkörper bezeichneten winzigen lichtbrechenden Körper von Metzgeria wirklich solche sind, ist näher zu untersuchen.

[2]) Die in den Büchern sich findende Angabe, dafs männliche Exemplare auch im Süden selten seien, ist unrichtig. Ich fand sie überall, wo ich danach suchte, in Florenz, Rom, Neapel, Sizilien. Dafs Lunularia in Italien, wie es scheint, nicht gerade sehr häufig fruchtet, dürfte daran liegen, dafs es im Frühjahr, wo die Befruchtung stattfindet, oft an der nötigen Feuchtigkeit fehlt. — Kultivierte Exemplare fruchteten bei mir reichlich.

der Grube, in der sie sitzen, ist zu einem mehr oder weniger weit über den Thallus hervorragenden, von einem engen Kanal durchbohrten „Stifte“ ausgezogen, im allgemeinen dürften sie über den Thallus etwa so weit hervorstehen wie die Archegonienhälse, doch bedarf dies genauerer Untersuchung.

Wenn die Antheridien sich entleeren, so pressen sie ihren schleimigen, die Spermatozoen enthaltenden Inhalt aus dem engen Mündungskanal der Antheridiengrube heraus, und zwar dürfte bei der Enge des Kanals eine allmähliche Entleerung stattfinden, und es können die Spermatozoïden entweder durch Wassertropfen zu den meist in einer Furche des Thallus



Fig. 198. Aneura (Pseudoneura) eriocaulis. 5 mal vergr. Mit männlichen Ästen.

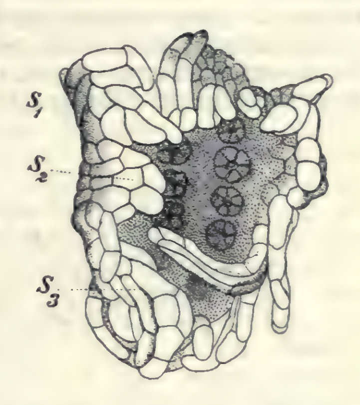


Fig. 199. Aneura sp. Weiblicher Sexualsprofs, von oben. Der Rand ist aufwärts gekrümmt und in eine Anzahl Schuppen (S_1, S_2, S_3) ausgewachsen; eine schuppenartige Wucherung findet sich auch am hintern Ende des Sexualsprosses (in der Fig. nach oben gerichtet).

stehenden Archegonien geschwemmt oder auch durch kleine Tiere (Milben usw.) auf die Archegonienhälse übertragen werden; thatsächlich findet man die Riccien meist reichlich feuchtend.

Monoclea bildet Antheridien**stände**, die denen mancher Marchantiaceen gleichen. Die Sprosse, welche Antheridienstände hervorbringen, stellen hier ihr Wachstum nicht ein, während die Archegonien tragenden dies thun. Bei Aneura (vgl. z. B. Fig. 198) bleiben die Sexualsprosse den sterilen gegenüber frühzeitig im Wachstum zurück und erscheinen infolge davon als seitliche Anhängsel am Rande des Thallus. Diese Sprosse bringen entweder Antheridien oder Archegonien hervor und stellen damit ihr Wachstum ein. Männliche und weibliche Sexualsprosse stehen entweder auf derselben Pflanze (z. B. An. multifida) oder auf verschiedenen Exemplaren, also entweder in monöcischer oder diöcischer Verteilung. Die Antheridien entstehen in progressiver Reihenfolge und sind dem Gewebe des Tragsprosses eingesenkt. Da sie in gröfserer Anzahl beisammenstehen, nimmt dieses ein wabiges Aussehen an.

b) **Schutz.** Dieselbe Entstehungsfolge zeigen auch die Archegonien; die Archegonienstände zeigen Einrichtungen, welche die Archegonien schützen und — was bisher übersehen wurde — namentlich auch imstande sind, Wassertropfen festzuhalten, welche für die Befruchtung notwendig sind. Fig. 199 zeigt einen Archegonienstand von

oben. Er ist umgeben von einer Hülle. Diese wird gebildet einmal von den beiden aufgestülpten Thallusrändern und dann von einer schuppenartigen Wucherung am hinteren Ende des Sexualsprosses. Besonders bemerkenswert ist, dafs die Thallusränder der Sexualsprosse ausgewachsen sind in eine Reihe distinkter Schuppen (auf der linken Seite der Figur mit S_1, S_2, S_3 bezeichnet), die wir als Andeutung einer Blattbildung betrachten können, die bezeichnenderweise hier nur an den Sexualsprossen, nicht an den sterilen auftritt. Die lang ausgezogenen Zipfel dieser Hüllen bilden einen Fangapparat für Wassertropfen. — Waren es hier gewöhnliche, nur in Korrelation mit der Bildung der Sexualsprosse modifizierte Seitenzweige des Thallus, welche die Sexualorgane tragen, so sind es bei Hymenophytum und Metzgeria Ventral-



Fig. 200.

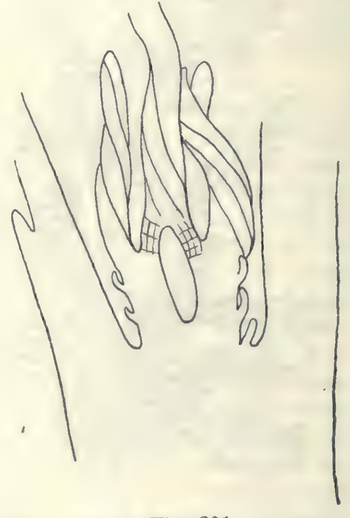


Fig. 201.

Fig. 200. Blyttia Sp. Längsschnitt durch einen Archegonienstand, aufsen das becherförmige Perichätium, innerhalb desselben die Anlage (*J J*) des „Perianths“.

Fig. 201. Längsschnitt durch einen Archegonienstand von Symphyogyne, links das aus einer Schuppe bestehende „Perichätium“, rechts der Thallus; der Embryo hat sich tief in das Gewebe unterhalb des Archegoniums eingebohrt. Dieses Gewebe ist durch nach der Befruchtung eingetretenes, mit Zellvermehrung verknüpftes Wachstum entstanden. Das Perichätium ist als einfache Schuppe ausgebildet.

sprosse, welche dieselben Dienste leisten. Die beiden in Fig. 143 und 149 abgebildeten Hymenophytum-Arten zeigen diese kurz gebliebenen Sprosse, welche die Sexualorgane (in diesem Falle die Archegonien) auf ihrer Oberseite tragen. Die Archegoniengruppen sind umgeben von einer in verschiedene Schuppen zerschlitzten becherförmigen Hülle, wie bei Blyttia (Fig. 200), wobei die Archegoniengruppen auf der Rückenseite gewöhnlicher Thallussprosse stehen. Wir wollen, um eine einheitliche Benennung zu haben und neue Ausdrücke zu vermeiden, die vor der Befruchtung vorhandene und zum Festhalten von Wassertropfen dienende Hülle der Archegonienstände als Perichätium, die erst nach der Befruchtung auswachsenden als Perianth bezeichnen. Manche Lebermoose haben nur ein Perichätium, andere, wie die Hymenophytum-Art, auch ein Perianth. Dies zerschlitzte Perichätium (Fig. 143) bildet einen Wassertropfensammelapparat, ähnlich wie bei Aneura; wie bei Blyttia ist innerhalb derselben eine erst nach der Befruchtung auswachsende, das Sporogon schützende Hülle (s. Fig. 143) angelegt. Bei Metzgeria ist eine

solche Hülle nicht vorhanden[1]), sie wird ersetzt durch die konkave Einkrümmung des Sexualsprosses selbst.

Bei Symphyogyne (Fig. 201) ist der Archegonienstand durch eine einzelne, schuppenförmige Wucherung der Thallusrückenseite geschützt (Perichätialschuppe), während die Antheridien einzeln von einer kleinen Schuppe gedeckt auf der Thallusrückenseite stehen. Diese Stellung möchte ich auch für die Archegonien als die ursprüngliche annehmen. Darauf deutet das Verhalten von Mörkia hin. Hier sieht man aufserhalb des Perichätiums deutlich noch einzelne Schuppen, während diese bei Blyttia schon mehr zu einer becherförmigen Hülle vereinigt sind. Doch kann eine solche Homologie nur innerhalb einer Gattung oder ganz nahe verwandter Gattungen gelten, denn bei anderen ist das Perichätium sicher auf andere Weise als durch Vereinigung von Schuppen entstanden. Bei Pellia (wenigstens der von mir untersuchten P. calycina) ist ein ganz ähnliches Perichätium vorhanden wie bei Blyttia, nur dafs seine Mündung nach der Thallusspitze hin geneigt ist, denn es bildet sich nicht nur hinter der Archegoniengruppe (vom Vegetationspunkte aus gerechnet), sondern auch vor derselben eine Wucherung, die, nach der Befruchtung stark auswachsend, die kelchförmige Hülle des Sporogons mit aufbaut. Die Vereinigung der Archegonien zu Archegonienständen erhöht offenbar die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung, zumal diese Archegonienstände, wie erwähnt, Einrichtungen zum Festhalten von Wassertropfen besitzen. Gewöhnlich entwickelt sich nur ein Embryo weiter zum Sporogon, das sich in das unterhalb des Archegonstandes befindliche, nach der Befruchtung heranwachsende Gewebe einbohrt, doch traf ich bei P. calycina gelegentlich auch zwei Sporogone (ungleicher Entwicklung) innerhalb einer Hülle.

Bei Sphaerocarpus ist die Versenkung der Antheridien und Archegonien in den Thallus nicht gut möglich, weil dieser nur aus wenigen Zellanlagen besteht. Hier wachsen gleichzeitig mit einem jungen Antheridium auch die ringsum liegenden Zellen wallartig empor, die Hülle (das Perichätium) überwuchert den Scheitel des jungen Antheridiums und endigt in einen zitzenförmigen Fortsatz, an dessen Spitze sich eine Öffnung befindet. Eine ähnliche Hülle besitzen auch die Archegonien (Fig. 202). Diese chlorophyllhaltigen Hüllen haben offenbar auch eine Bedeutung als Assimilationsorgane. Bei Fossombronia (Fig. 164) und Haplomitrium stehen die Antheridien frei auf der Stengeloberfläche, in der Jugend sind sie in der Endknospe durch die Blätter geschützt. Gelegentlich findet man sie auch, ebenso wie die Archegonien, durch Schuppen geschützt, die wir wohl mit Leitgeb als (nicht mehr konstant gebildete) Reste der Schutzorgane betrachten können, welche die rein thallosen Vorfahren von Fossombronia besafsen, sie wurden mit dem Auftreten der Blattbildung überflüssig und bildeten sich zurück. Wie wenig man aber derartige Hypothesen verallgemeinern kann, zeigt das Verhalten von Treubia, bei der, wie wir früher sahen (p. 266), die Dorsalschuppen mit zu den stets vorkommenden Organen der Pflanze gehören, offenbar deshalb, weil sie hier mit zum Schutz des Vegetationspunktes

---

[1]) Wenigstens bei Metzg. furcata. Bei M. australis soll nach Stephani (Hedwigia 1889 p. 268) eine solche Hülle vorhanden sein, es wäre also möglich, dafs wir sie in dem ganzen Verwandtschaftskreis als ursprünglich vorhanden zu betrachten haben, und dafs sie bei den meisten Metzgeria-Arten nur in Verbindung mit der starken Einkrümmung des Tragsprosses selbst verkümmert wäre.

verwendet werden. Calobryum bildet einen Übergang oder vielmehr eine Parallelbildung zu den akrogynen Jungermannieen insofern, als die Archegonien (und auch die Antheridien) terminale „Stände“ auf den beblätterten Sprossen bilden, welche das Wachstum der letzteren abschliefsen.

Die Marchantiaceen sind dadurch ausgezeichnet, dafs bei ihnen die Umbildung der die Sexualorgane tragenden vegetativen Sprofsachsen am weitesten geht; es bilden sich die eigentümlichen „Inflorescenzen“, wie



Fig. 202. Sphaerocarpus terrestris. Stück einer weiblichen Pflanze, von oben. 12fach vergr. Zahlreiche Perichätien (je ein Archegonium umschliefsend) verdecken fast die ganze Thallusoberfläche.

wir sie bei Marchantia, Preissia u. a. kennen. Indes finden sich in der Marchantiaceenreihe alle Abstufung von dem primitivsten Verhalten bis zu der oben erwähnten hohen Ausbildung. Wir können drei Hauptstufen unterscheiden: 1. diffuse Verteilung der Sexualorgane, bei Riccia, 2. Vereinigung derselben in Gruppen ohne Umbildung des betreffenden Thalluszweiges. So ist es z. B. bei Corsinia, wo die Archegonien in Gruben stehen, die durch Nichtausbildung des Assimilationsgewebes zustande kommen, ferner bei Plagiochasma (Fig. 203), wo wiederholt Antheridienstände auf dem Rücken des Thallus gebildet werden; sie sind, wie auch die Abbildung zeigt, geschützt durch Hüllschuppen. Diese Hüllschuppen (Perichätialschuppen) sind wohl auf ähnliche Weise zustande gekommen, wie sie oben für die Ventralschuppen des Thallus angenommen wurde. Auch die Archegoniengruppen sind von solchen Hüllschuppen umsäumt. Diese stehen aufrecht, sie können so mit ihren Spitzen leicht Wassertropfen festhalten und dadurch die Befruchtung befördern. Bei Plagiochasma finde ich zwei Archegoniengruppen an der Basis eines Höckers, und von Auswüchsen desselben schalenförmig eingeschlossen. Der Höcker ist unten eingeschnürt, oben abgerundet, er wird dann kurz vor der Fruchtreife dadurch emporgehoben, dafs der untere eingeschnürte Teil

sich zu einem Stiele verlängert. Es kommt so eine ganz ähnliche Bildung zustande, wie der Stiel an den „Inflorescenzen" von Marchantia u. a., der aber einen ganz anderen Ursprung hat. Es sind hier also noch sehr einfache Mittel für den Schutz der Archegonien, die Befruchtung und die Erleichterung der Sporenaussaat angewendet, der „Kopf" der Fruchtstände hat übrigens, wenn er überhaupt chlorophyllhaltiges Gewebe entwickelt, was nicht immer der Fall ist, auf diesem tonnenförmige Atemöffnungen (vgl. p. 299 ff.). Die Annäherung zur dritten Gruppe, die sich bei einigen Formen findet, sei übergangen.

3. Die Geschlechtsorgane auf stark umgebildeten, strahlig verzweigten Trägern (Sprofssystemen begrenzten Wachstums). So ist es bei den bekannten „Inflorescenzen" von Marchantia und Preissia. Diese verdanken

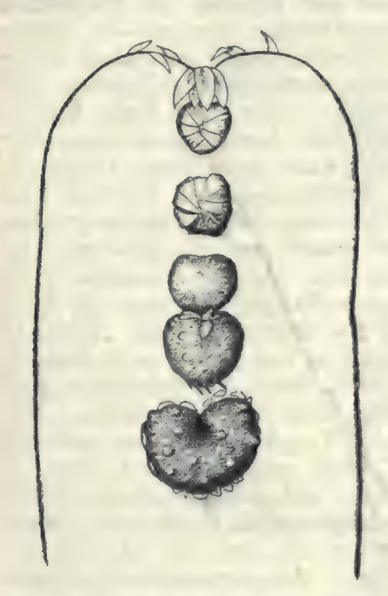


Fig. 203. Plagiochasma Aitonia. Männliche Pflanze mit 5 Antheridienständen, von oben. 8fach vergr. Die jüngeren Antheridienstände sind durch über sie herliegende Schuppen geschützt, ebenso der Vegetationspunkt.



Fig. 204. Marchantia polymorpha. *A* männliche Pflanze mit „Inflorescenzen" und Brutbecken (*b*); *B* Inflorescenz, längsdurchschnitten; man sieht die eingesenkten Antheridien (*a*), die Schuppen (*s*), die Rhizoïden (*r*).

ihren Ursprung einer wiederholten Gabelung des Vegetationspunktes des fertilen Sprosses. Die männlichen (Fig. 204) sind scheiben-, die weiblichen hutförmig. So oft diese Gebilde beschrieben worden sind, so wenig kann man sagen, dafs ihre biologische Bedeutung ganz aufgeklärt sei. Warum sind männliche und weibliche Inflorescenzen strahlenförmig gebaut? Weshalb die männlichen anders geformt als die weiblichen, beide aber gestielt, was doch zunächst nur für die weiblichen (für die Sporenverbreitung) von Nutzen sein kann; welche Bedeutung haben die verschiedenen Hüllen der Sexualorgane? Es sei versucht, wenigstens auf einige dieser Fragen Antwort zu geben.

Zunächst ist zu erwähnen, dafs die Scheiben nicht wirklich radiär, sondern nur durch eine Teilungsebene symmetrisch teilbar sind, was bei anderen Marchantia-Arten viel deutlicher als bei der einheimischen M. polymorpha hervortritt. Sodann dürfte die Thatsache, dafs die männlichen Scheiben aus Thalluszweigen mit nach dem jeweiligen Vegetationspunkt fortschreitender Antheridienbildung bestehen, damit zusammenhängen, dafs dadurch längere Zeit hindurch befruchtungsfähige Spermatozoen zur Verfügung stehen.

Was die Verschiedenheiten von männlichen und weiblichen Inflorescenzen anbelangt, so ist sie betreffs der Stellung der Sexualorgane nur eine scheinbare, die Antheridien bleiben dauernd auf der Oberseite stehen, wie bei allen andern Lebermoosen, die Archegonien werden auch auf der Oberseite angelegt, aber auf die Unterseite verschoben, wo sie eine geschützte Lage haben.

Die Scheibenform der männlichen Inflorescenzen steht mit ihrer Funktion im Zusammenhang. Der Stand der Scheibe ist etwas nach aufwärts gebogen. Es bleibt also ein Wassertropfen, der auf die Scheibe gelangt, zunächst auf dieser liegen, er breitet sich, wie schon STRASBURGER[1]) bemerkt hat, rasch aus; wenn reife Antheridien vorhanden sind, so entleeren diese ihren Inhalt in den Wassertropfen, und wenn nun ein neuer Wassertropfen auf die Scheibe fällt, wird der spermatozoenhaltige grofsenteils weggespült werden. Zweifelhaft kann erscheinen, warum die Antheridienstände gestielt sind. Bei den Archegonständen ist es ja klar, sollte es bei den Antheridienständen nur aus denselben Gründen erfolgen wie etwa die Bildung der Brustwarzen bei männlichen Säugetieren? Ich möchte eher annehmen, dafs die Verbreitung der Spermatozoen durch Regentropfen erfolgt, welche auf die Hüte auffallen, und wenn diese gestielt sind, weiter abspritzen, als wenn sie ungestielt sind. Trifft ein solcher Tropfen dann auf einen weiblichen Hut von unten, so halten ihn die eingekrümmten Strahlen desselben fest. Denn die weiblichen Hüte haben keine flachen, sondern nach unten umgebogene Strahlen. Dies steht mit der Befruchtung, auch wenn die Tropfen von oben kommen, in Zusammenhang. Solange die „Hüte“ noch ungestielt sind, sind die Archegonienhälse nach oben gebogen (es ist unbekannt, infolge welches „Tropismus“). Die Rinnen zwischen den eingebogenen Hutstrahlen führen Wassertropfen auf die Archegoniengruppen zu, und die Archegonien können so, wenn sie geöffnet sind, leicht mit spermatozoenhaltigem Wasser versorgt werden.

Ein auf die Oberfläche des Fruchtkörpers gebrachter Wassertropfen haftet nicht an den konvexen Strahlen; er fliefst nach unten zu den Archegoniengruppen, wo noch besondere Einrichtungen getroffen sind, um ihn festzuhalten; aber von oben kann spermatozoenhaltiges Wasser eben nur so lange kommen, als die Hüte ungestielt sind. Später sind die Archegonienhälse gerade nach unten gerichtet, und wenn sie überhaupt befruchtet werden, so wird dies, wie oben erwähnt, durch von unten kommendes Wasser geschehen. Ein Aufsteigen der Spermatozoen in den den Stiel durchziehenden Rhizoïdenbündeln erscheint mir höchst unwahrscheinlich.

Zum Festhalten von Wassertropfen dient aufser der Einkrümmung der Hutstrahlen (die erst später, wenn die Sporogone heranwachsen, sich ausbreiten) namentlich die zerschlitzte Hülle, das Perichätium (*h*), welche die Archegongruppen umgiebt (Fig. 205, *B*), und später auch heranwachsend die Sporogone schützt. Diese Hülle entspricht den oben erwähnten „Muschelschalen“, welche die Archegoniengruppen bei Plagiochasma umgeben. Aufserdem aber hat jedes Archegonium hier noch eine besondere Hülle, das „Perianth“ (Fig. 205, *D*), welche, vor der Befruchtung schon als niederer Ringwall an der Basis des Archegoniums vorhanden, später das Archegonium überwächst. Diese Hülle ist den andern Marchantiaceen gegenüber als Neubildung zu betrachten, ihr Auf-

[1]) Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung bei Marchantia polymorpha. Jahrb. für wiss. Botanik VII p. 49.

treten steht offenbar damit in Zusammenhang, dafs die jungen, auf einem gestielten Träger sitzenden Sporogonien eines stärkeren Schutzes gegen Austrocknung bedürfen, als dies bei andern, an gedeckteren Standorten wachsenden oder ihre Sporogonien erst später emporhebenden Marchantiaceen der Fall ist.

Wir haben die Gestaltung der Marchantia-Inflorescenzen in Beziehung zu bringen gesucht hauptsächlich zu drei Faktoren: 1. der Verbreitung der Spermatozoen und der Sicherung der Befruchtung, 2. der auf einen längeren Zeitraum verteilten Möglichkeit der Befruchtung, verbunden mit der Thatsache, dafs in jedem Archegonienstande mehrere Sporogonien an der ganzen, mehrere Archegonienstände tragenden Inflorescenz, also eine Sporogonienzahl, welche gröfser ist als die Strahlenzahl, vorhanden sind, 3. Schutz der Sporogonien und Sporenaussaat.

Vergleichen wir damit eine andere, nahe verwandte Form, die aber andere Lebensverhältnisse aufweist, die Gattung Dumortiera[1]) (vgl. p. 298). Hier entwickelt sich der Stiel der weiblichen Inflorescenzen erst nach der Befruchtung, woraus wir, dem Obigen entsprechend, schliefsen werden, dafs die männlichen Inflorescenzen ungestielt sind. Dies trifft zu, ihr „Stiel“ verdient kaum diesen Namen, er

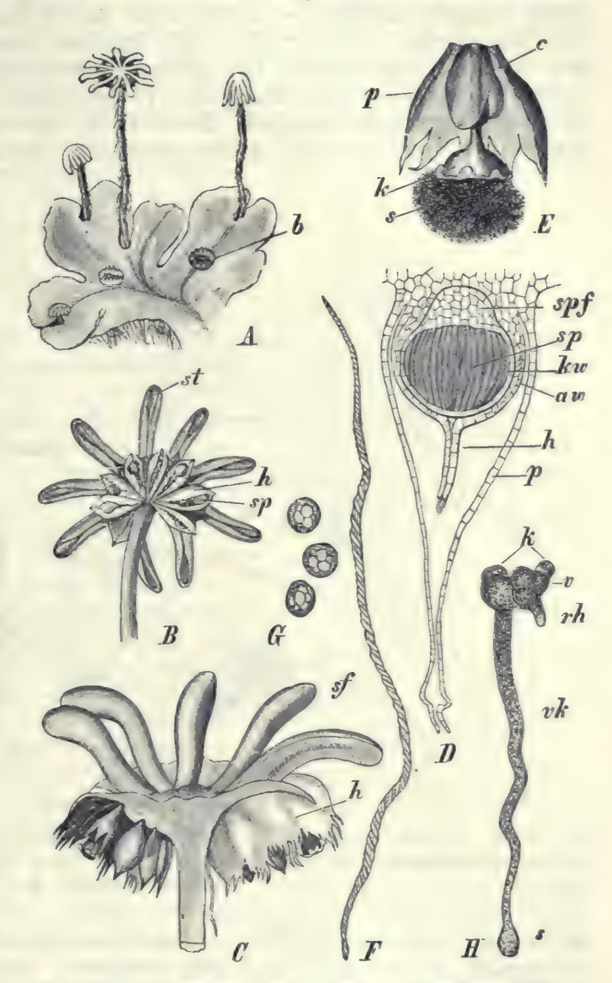


Fig. 205. Marchantia polymorpha. *A* weibliche Pflanze mit Brutknospenbechern (*b*) und Archegonständen (Receptakeln), nat. Gr. *B* Receptaculum, von unten, 3mal vergr.; *sp* Sporogonien; *h* Perichätium. *C* der Länge nach halbiertes „Receptaculum“, 5mal vergr. *D* junges, noch im Archegonienbauch eingeschlossenes Sporogon, im Längsschnitt. *E* geöffnetes Sporogon, welches die Sporen-Elaterenmasse hat heraustreten lassen (vergr. 10). *F* Elatere. *G* Sporen (vergr. 350). *H* Keimpflanze; *vk* Keimschlauch; *k* Keimscheibe; *v* Vegetationspunkt des jungen Pflänzchens, welches schon ein Rhizoïd (*rh*) getrieben hat (vergr. 100). *C*, *E* nach Bischoff, *B*, *D*, *F*—*H* nach Kny (Lehrb.).

[1]) Untersucht an zwei von mir in Südamerika gesammelten Arten und D. irrigua von den kanar. Inseln.

dient höchstens dazu, um das Abfliefsen des Wassers von der Antheridienscheibe einigermafsen zu erleichtern. Da die Gattung „hygrophil“ ist, wird kein Perianth zu erwarten sein — ich habe auch im Gegensatz zu einer Angabe Leitgebs — keine Spur davon bemerkt[1]). Die Hüte sind zur Zeit der Befruchtung nicht mit Strahlen versehen, sondern am Rande nur schwach eingekerbt. Die später auftretenden „Strahlen“ entstehen durch die starke Entwicklung der Perichätialhülle, welche die einzelnen Archegoniengruppen umgiebt. Diese Hülle hat eine enge, trichterförmige Mündung, aus der die Archegonienhälse ziemlich weit hervorragen,



Fig. 206. Radula tjibodensis. Am Ende des Stämmchens eine Archegoniengruppe. *Pc* Perichätialblätter; *Pi* Anlage des Perianth. Aus den Wassersäcken entspringen Rhizoïdenbüschel.

sie ist mit Schleim erfüllt[2]). Besonders auffallend sind die zahlreichen Schuppen, welche am Hute sich befinden, und die teils nach oben gekrümmt sind, teils nach unten ragen, sie bilden einen Bausch, der spermatozoïdhaltiges Wasser festhält — für das Eindringen der Spermatozoïden in den geöffneten Archegonhals kommen offenbar chemotaktische Wirkungen in Betracht. Bei Dumortiera erkennt man noch deutlich, dafs die Archegongruppen eigentlich auf der Oberseite des Trägers stehen; es wird hier in jedem Archegonstand nur ein Sporogon ausgebildet. Bei Dumortiera sind die biologischen Verhältnisse (was Befruchtung, Sporenaussaat usw. betrifft) wesentlich ebenso wie bei Plagiochasma, während die morphologischen verschieden sind — ein lehrreiches Beispiel dafür, wie mit verschiedenen Mitteln dasselbe erreicht werden kann.

---

[1]) Lebermoose VI, p. 174.

[2]) Freilich ist die Hülle hier ebenso wie bei Plagiochasma wesentlich derber als bei Marchantia.

Bei den akrogynen Lebermoosen wird der Schutz der Antheridien durch zu diesem Zwecke oft charakteristisch geformte Blätter bewirkt (es stehen ein oder mehrere Antheridien in der Blattachsel). Auch die Archegonien (bei Lejeunia und Phragmicoma ist in jeder Blüte eins vorhanden, bei Frullania 2—3, bei Plagiochila, Jungermannia, Lophocolea eine gröfsere Zahl, bei letztgenannter Gattung bis 100) sind zunächst umgeben von den Blättern, welche das Perichätium bilden (*Pc* Fig. 205). Sie unterscheiden sich von den vegetativen meist durch ihre bedeutendere Gröfse und dadurch, dafs sie die Anpassungen der letzteren (z. B. Bildung von Wassersäcken) nicht zeigen. Wo die Sexualsprosse orthotrop sind, treten vielfach auch die Amphigastrien im Perichätium auf, selbst da, wo sie an den vegetativen Organen verkümmert sind. Bei den nicht orthotropen Sexualsprossen von Radula z. B. aber fehlen sie ebenso vollständig wie an den vegetativen.

Aufserdem haben die meisten Formen ein zur Blütezeit als niedriger Ringwall vorhandenes (*Pr* Fig. 206), später auswachsendes Perianth, das man gewöhnlich als aus drei verwachsenen Blättern bestehend betrachtet, eine Deutung, die mir zweifelhaft erscheint, es könnte das Perianth auch eine von thallosen Vorfahren ererbte Bildung sein. Es findet sich auch nicht überall: so fehlt es bei Trichocolea, Gymnomitrium und bei den „geocalyceen" Jungermannieen.

Von Trichocolea untersuchte ich die in Java gesammelte Tr. pluma (Fig. 207). Auf dem Ende eines dicken, mit Blättern und zahlreichen Paraphyllien besetzten Astes befindet sich eine Archegoniengruppe, von der wie gewöhnlich nur ein Sporogon ausgebildet wird. Das befruchtete Archegonium erfährt nur ein ganz unbedeutendes Wachstum, es bohrt sich der Embryo früh in das Stengelgewebe ein, das ihm den nötigen Schutz gewährt und das fehlende Perianth ersetzt.

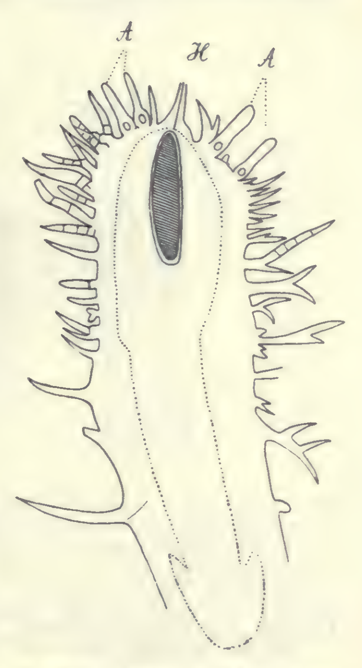


Fig. 207. Längsschnitt durch einen fertilen Zweig von Trichocolea pluma. Embryo schraffiert; *H* Halsteil des befruchteten Archegoniums; *A* unbefruchtete Archegonien; punktiert ist der Umrifs eines älteren Embryos angedeutet.

Wenn man den Begriff Calyptra auf den nach der Befruchtung herangewachsenen Archegonienbauch beschränken würde, hätte Trichocolea auch keine Calyptra, aber es wäre eine solche Definition sicher unzweckmäfsig und unhaltbar. Unrichtig ist es, dafs die „Calyptra durch die angewachsenen Involucralblätter wollig" sei[1]), eine Verwachsung findet hier in keiner Weise statt, und die „Wolle" kommt der Hauptsache nach von den Paraphyllien her (vgl. p. 283), die hier als wasserfesthaltende Organe, wie an den vegetativen Sprossen dienen. Zu der Abbildung, Fig. 207, sei noch bemerkt, dafs sie insofern die Verhältnisse nicht richtig wiedergiebt, als während der Entwicklung des Sporogons der obere Teil des Tragastes nicht stationär bleibt, sondern in die Länge wächst.

[1]) Schiffner, Jungermanniae akrogynae (Engler-Prantl), Die natürl. Pflanzenfamilien, 112. Lief. p. 109.

Die Bedeutung der Perianthien (vgl. auch Fig. 215) für die heranreifenden Sporogonien ist hauptsächlich die, dafs sie ein Eindringen von Wasser verhindern und gegen Austrocknung schützen. Nur bei einer Form, bei Anthoceros, kommt es vor, dafs in der Höhle, welche die jungen Sporogonien umschliefst, Flüssigkeit sich findet, und zwar ist diese offenbar ausgeschieden von den gegliederten Zellfäden, welche in diese Höhle hineinragen. Es ist wahrscheinlich, dafs hier ebenso wie bei einigen Laubmoosen, bei denen die bauchig aufgetriebene Calyptra Wasser ausscheidet, dieses vom Sporogon verbraucht wird — ein Fall, welcher erinnert an die Wasserausscheidung in den Blütenknospen mancher Samenpflanzen.

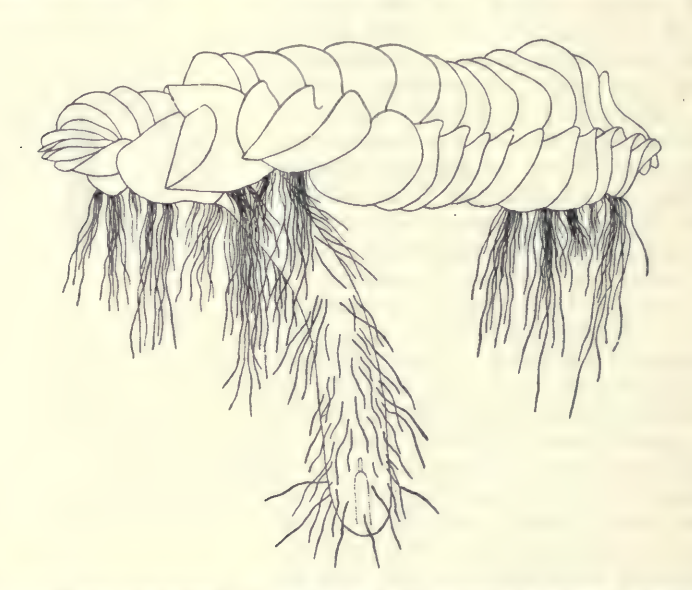


Fig. 208. Calypogeia ericetorum. Habitusbild einer Pflanze mit fertilem, wurzelähnlichem Sprofs, an dessen Ende man das befruchtete Archegonium durchschimmern sieht.

Ebenso finde ich schleimige Flüssigkeit in dem engen Rohre, auf dessen Grunde die Archegonien von Calypogeia ericetorum sitzen. Calypogeia gehört zu einer Gruppe von Jungermannieen, die man als die „Geocalyceen" bezeichnet, weil bei ihnen die Sporogonien in einen hohlen, meist mehr oder minder tief in die Erde eindringenden Fruchtast versenkt sind. Man hat längst erkannt[1]), dafs diese Gruppe eine biologische, keine systematische ist, d. h. dafs Geocalycie als Anpassungscharakter in verschiedenen Gruppen vorkommt, und wir werden sehen, dafs sie entgegengesetzt der bisherigen Annahme auch auf verschiedene Weise bei verschiedenen Formen zustande kommt. Keine derselben hat ein „Perianth", dieses wird eben ersetzt durch andere Bildungen, die auch dem heranreifenden Sporogon Schutz gewähren, namentlich auch gegen Austrocknung, denn offenbar finden sich hier Formen,

[1]) Vgl. z. B. Spruce, On Cephalozia 1882 p. 92. Spruce hebt dort die Verwandtschaft von Acrobolbus (= Gymnanthe Taylor pro p.) mit Alicularia, von Calypogeia mit Southbya hervor; seine entwicklungsgeschichtlichen Vorstellungen über das Zustandekommen der Geocalycie entsprechen aber den Thatsachen nicht.

bei denen die Wasserversorgung zur Zeit der Sporogonentwicklung keine stets sichere ist.

Bei C. ericetorum (Fig. 208) kann das mit Haarwurzeln besetzte, wurzelähnlich in die Erde eindringende Fruchtrohr fast 1 cm Länge erreichen und kommt dadurch schon in eine Lage, welche die Wasseraufnahme erleichtert, die Austrocknung sehr erschwert, liegt ja das Fruchtrohr doch auch auf der Unterseite der Pflänzchen. Die Innenhöhle ist ausgekleidet von haarähnlich vorspringenden Zellen; an diesen befinden sich noch noch besondere, schleimaussondernde Papillen (vgl. Fig. 209, *p*), die mit dazu beitragen, das heranwachsende Sporogon stets feucht zu erhalten; sie werden später von dem heranwachsenden Sporogon verdrängt.

Die Entwicklung der Fruchtsäcke ist von GOTTSCHE und HOFMEISTER untersucht worden. Die Archegonien stehen auf der aufwärts gekrümmten Spitze eines kurzen ventralen Astes, der von einigen Hüllblättern umgeben ist. Später wird dieser Ast konkav vertieft, indem eine ringförmige Gewebezelle unterhalb der Einfügungsstelle der Archegonien stark wächst, ähnlich etwa wie bei der Bildung eines unterständigen Fruchtknotens oder einer Feige. So mufs das befruchtete Archegonium schliefslich auf den Grund einer Röhre kommen, an der man aufsen noch einige Blättchen und zahlreiche Rhizoïden antrifft. Diese Zone, von der das Wachstum ausgeht, ist auch in späteren Stadien noch erkennbar (es ist die in Fig. 209 schraffierte). Je nachdem sie die Insertion von Blättern umfafst oder nicht, werden wir auf der Oberfläche des Beutels Blätter finden (Calyp. Trichomanes) oder nicht (Calyp. ericetorum). Das erstere Verhalten hat zu der unrichtigen Behauptung Anlafs gegeben[1]), in einer „nabelartigen Grube am Grunde des Beutels“ liege ein Vegetationspunkt, der auch Blätter produziere. Woher sollte dieser Vegetationspunkt kommen? Der Vegetationspunkt des Beutelsprosses ist ja durch die Archegonienbildung aufgebraucht worden; es müfste der eines Seitensprosses sein, was zu ganz unmöglichen Konsequenzen führt. Seitensprosse treten übrigens an den Beuteln von Calyp. ericetorum gelegentlich auf, aber an ganz anderer Stelle.

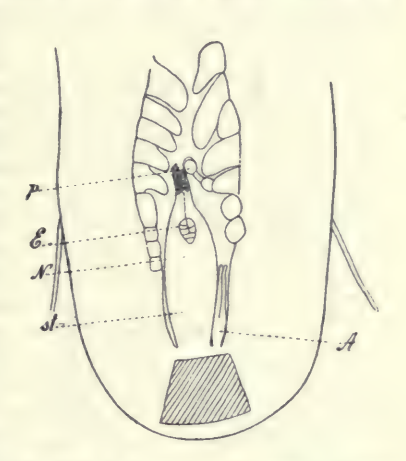


Fig. 209. Calypogeia ericetorum. Längsschnitt durch einen „Sack“, halb schematisch. *p* Schleimpapille; *E* Embryo; *N* Nährgewebe des Archegonienstiels (*st*); *A* unbefruchtetes Archegonium; schraffiert ist die Zone, von der das Wachstum des Sackes hauptsächlich ausgeht.

Anders als bei Calypogeia erfolgt die Beutelbildung bei Gymnanthe saccata (Fig. 210), wo sie bis jetzt nicht richtig aufgefafst wurde. Hier soll nämlich die Calyptra fast ganz mit dem Beutel verwachsen sein, was aber durchaus nicht der Fall ist.

An den schief aufsteigenden Stämmchen von G. saccata (Fig. 210, *I*) sieht man einen dicken, fleischigen, bräunlichen Körper nahe der Spitze herunterhängen, auf dessen Aufsenseite sich bei den von mir untersuchten

[1]) SCHIFFNER a. a. O. p. 70.

Exemplaren nur spärliche Rhizoïden befanden. Es scheint mir nach den getrockneten Exemplaren fraglich, ob der „Beutel“ hier wirklich in der Erde steckt. Möglich wäre es ja, dafs er durch sein Gewicht die Pflanze niederzieht; aber das ist nur durch Untersuchung lebender Pflanzen zu entscheiden. Untersucht man ihn genauer, so sieht man, dafs er in jugendlichen Stadien gar kein Beutel ist, sondern ein solider, fleischiger Körper, auf dessen Spitze eine Anzahl Archegonien (ca. 20) steht. Die Archegonien befinden sich, wie ein Vergleich des Längsschnittes mit dem Querschnitt zeigt, in einer seichten, von den angrenzenden Blättern grofsenteils bedeckten Grube. Sie stehen an der Sprofsspitze, das Sprofsgewebe hat sich um dieselben etwas erhoben und unterhalb der Archegoniengruppe eine knöllchenförmige Wucherung gebildet. Erst der Embryo bohrt sich in dies Gewebe, welches in den von mir untersuchten Beuteln keine Stärke enthielt, und löst die centrale Partie auf, so dafs jetzt wirklich ein „Beutel“ entsteht, auf dessen Spitze die unbefruchtet gebliebenen Archegonien und die sehr wenig entwickelte Calyptra sich befinden.

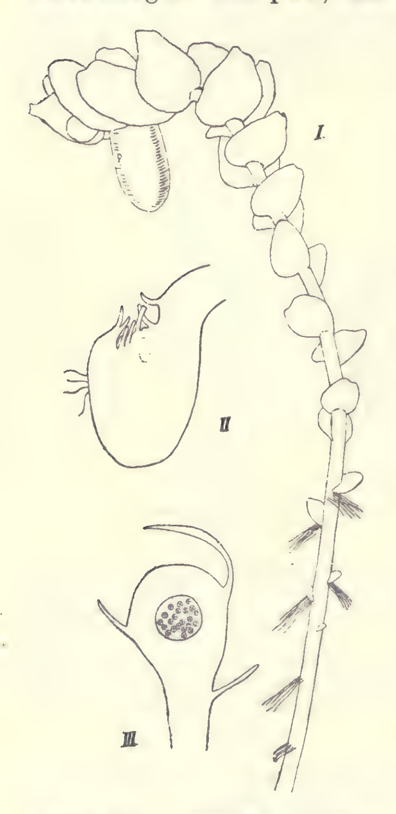


Fig. 210. Gymnanthe saccata. *I* Habitusbild einer „beutel“tragenden Pflanze, 2 fach vergr.; *II* Längsschnitt durch den „Beutel“ (Embryo punktiert); *III* Querschnitt durch die seichte Vertiefung, in welcher auf der Oberseite des „Beutels“ die Archegonien stehen.

Die Resultate meiner Untersuchungen stehen also im Gegensatz zu den Angaben von Stephani (Hedwigia 1889, p. 276): „Hier verwächst alsbald der basale Teil der Haube mit der Beutelwand, und mit der fortschreitenden Verlängerung des Fruchtsackes wächst die Haube zu einem langen Rohr aus, in dessen Grund die Frucht sitzt.“ Diese Vorstellung geht aus von der Annahme, die Entwicklung finde ursprünglich ähnlich wie bei Calypogeia statt, es bilde sich ein wirklicher Sack, mit dem die Calyptra verschmelze. Eine solche Verwachsung findet aber, wie oben erwähnt, nicht statt, der Vorgang ist vielmehr ein ganz ähnlicher wie bei dem Einbohren der Embryonen von Blyttia und anderen in das unter ihnen liegende Gewebe.

Merkwürdig ist aber hier, dafs das Gewebe, welches der Embryo verdrängen soll, sich zunächst so massig entwickelt, und der Embryo in seinem Wachstum dann erst folgt. Offenbar bildet sich die Knolle erst nach der Befruchtung; ohne Zweifel liefert sie die Materialien, auf deren Kosten der Embryo wächst. Die fleischige Beschaffenheit weist wohl darauf hin, dafs auch die Wasserversorgung dabei in Betracht kommt, obwohl G. saccata ihrer sonstigen Beschaffenheit nach an feuchte Standorte gebunden sein dürfte. Biologisch entspricht also das „Beutelgewebe“ hier wesentlich nicht dem Beutel von Calypogeia, sondern dem

(erst nach der Befruchtung heranwachsenden) Archegonienfufs, jenes Lebermooses, in welchen sich das Sporogon einbohrt.

Ein weiterer unklarer Begriff, der sich in der Lebermooslitteratur betreffs dieser geocalyceen Jungermannieen findet, ist der des „Involucellum". Das soll eine besondere „zweite Hülle" sein, die sich „innerhalb der Haube" entwickelt. Meiner Ansicht nach liegt hier nichts anderes vor als ein kragenförmiger Auswuchs an der als Saugorgan dienenden angeschwollenen Basis des Sporogons; von einem Involucellum zu sprechen, scheint mir ganz überflüssig. Ein ähnlicher Kragen findet sich, wie schon GOTTSCHE gezeigt hat, auch bei Pellia epiphylla und in anderen Fällen. Wir haben es hier lediglich mit einer Oberflächenvergröfserung des Haustoriums, nicht mit einer „Hülle" zu thun.

Überblicken wir die oben geschilderten Verhältnisse, so zeigt sich, dafs wir die Verschiedenheiten, welche die Sexualsprosse den vegetativen gegenüber zeigen, in biologischer Beziehung wenigstens der Hauptsache nach verstehen können. Es handelt sich dabei einerseits um die Sicherung der Befruchtung, andererseits um den Schutz des heranwachsenden Sporogons. Dagegen ist eine phylogenetische Ableitung der verschiedenen Ausbildungsformen derzeit nicht oder doch nur in sehr beschränktem Mafse möglich. Die einzelnen Gattungen haben gerade in der Ausstattung der Sexualsprosse vielfach ganz verschiedene Wege eingeschlagen, die ihnen von „inneren" Ursachen gewiesen sind.

Dabei sind vielfach Parallelbildungen aufgetreten. Als solche sind z. B. zu betrachten die Hüllen, welche sich um die einzelnen Archegonien bei Sphaerocarpus und bei den Marchantieen bilden, die „Perianthien" von Blyttia und den foliosen Jungermannieen u. a. Beachtenswert erschien uns auch, dafs an den Sexualsprossen vielfach eine Andeutung der Blattbildung selbst bei thallosen Formen auftritt (Aneura, die Antheridiendeckschuppen bei Mörkia usw.), eine Thatsache, auf die bei Besprechung der phylogenetischen Hypothese über das Zustandekommen der akrogynen Jungermannieen zurückzukommen sein wird.

Sporogonien.

Das vorwiegend der Entwicklungsgeschichte zugewendete Interesse der Lebermoosforschung in den letzten Jahrzehnten hat es mit sich gebracht, dafs dem Bau und den Lebensverhältnissen der fertigen Sporogonien eine ungenügende Betrachtung geschenkt wurde. Es wird deshalb angezeigt sein, gerade diese hier in den Vordergrund zu stellen, da das „fertige" Stadium doch als Endziel der ganzen Entwicklung das wichtigste ist[1]).

Gemeinsam allen Sporogonien ist, wie der Name besagt, die Hervorbringung der Sporen, die stets durch Vierteilung von Mutterzellen entstehen. Aber die Gestaltung dieser Organe ist trotz der übereinstimmenden Funktion eine sehr verschiedene: zu der Aufgabe der Sporenbildung gesellt sich vielfach die der Sporenverbreitung, und beide können auf mannigfaltige Weise gelöst werden. Zunächst lassen sich zwei Haupttypen unterscheiden: auf der einen Seite der der Anthoceroteen-, auf der andern der der Marchantiaceen- und Jungermannieen-Reihe. Es ist von

[1]) Vgl. GOEBEL, Über Funktion und Anlegung der Lebermoos-Elateren. Flora 80. Band Jahrg. 1895 p. 1 ff.

Interesse, festzustellen, dafs in beiden Gruppen Parallelbildungen sich finden. Dahin gehört z. B. das Auftreten der Elateren, welche sowohl bei Anthoceroteen, als in den beiden anderen Reihen sich finden, bei den ersteren allerdings mit etwas anderem Bau.

1. **Anthoceroteen-Typus.** Gehen wir aus von der Gattung Anthoceros (Fig. 211) selbst, so ist für die Sporogonien charakteristisch, dafs sie lange, cylindrische Gebilde darstellen, die nicht in Stiel und Kapsel gegliedert sind. Nur der basale Teil ist etwas angeschwollen und als Saugorgan entwickelt, das häufig kurze, haustorienartige Schläuche in die Mutterpflanze treibt. Aber die Sporogonien haben einen reichlichen Chlorophyllgehalt, sie sind also imstande zu assimilieren. Damit hängt zusammen, dafs die äufserste Zellschicht mit Spaltöffnungen versehen ist, die, ganz ebenso gebaut wie die der höheren Pflanzen (vgl. Fig. 212), in der Muscineen-Reihe sonst nur noch an den Sporogonien bei einer Anzahl von Laubmoosen vorkommen — wieder ein merkwürdiges Beispiel von Parallelbildung.

Fig. 211. Anthoceros laevis. Habitusbild in nat. Gr. *sp* ungeöffnetes Sporogon, an den geöffneten ist die borstenförmige Columella *c* sichtbar. (Lehrb.)

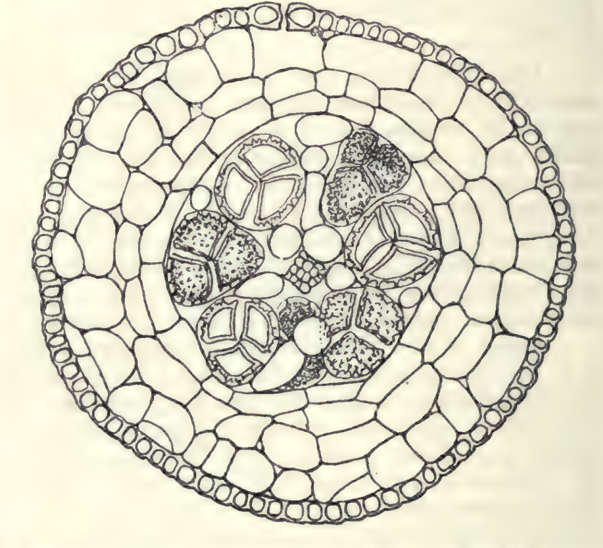


Fig. 212. Anthoceros punctatus. Querschnitt durch den noch nicht ganz fertigen Teil des Sporogons. In der Mitte die kleinzellige Columella, welche durch sterile (später zu „Elateren“ werdende) Zellen mit der assimilierenden Wandung verknüpft ist, dazwischen Sporentetraden; in der Epidermis ist eine Spaltöffnung getroffen.

Fig. 212 zeigt einen Querschnitt durch ein Anthoceros-Sporogon. Die mehrschichtige Wand funktioniert als Assimilationsgewebe. In der Mitte des Sporogons verläuft ein engzelliger Gewebestrang, der aus der mit zwei Klappen sich öffnenden Frucht später als Borste hervorragt — die „Columella“. Sie hat zunächst eine mechanische Funktion, die mit der beträchtlichen Längenentwicklung der Sporogone in Beziehung steht; sie bildet gewissermafsen die Säule, an der ein Netzwerk steriler Zellen befestigt ist, zwischen welchem die Sporenmutterzellen liegen; aufserdem hat die Columella aber auch eine ernährungsphysiologische Aufgabe. Sie geht unten über in den Basalteil des Sporogons, welches betreffs seiner Wasseraufnahme auf die Mutterpflanze angewiesen ist. Die Wasserverdunstung wird aber keine ganz unbeträchtliche sein, zumal das Sporogon

lange weiter wächst. Es hat nämlich ausgesprochen interkalares Wachstum; während es an seiner Spitze schon geöffnet ist, sind weiter unten die Sporen noch nicht ausgebildet. Die Columella wird also, dem „Centralstrang“ mancher Laubmoose vergleichbar, zunächst der Wasserzufuhr dienen. Aufserdem kann die Columella den Sporenmutterzellen auch andere Stoffe zuführen, und sicher geschieht dies auch durch die sterilen Zellen des Sporenraumes, die ja in Verbindung mit dem peripherischen Assimilationsgewebe stehen. Später kommt diesen sterilen Zellen aber noch eine andere Aufgabe zu. Sie lösen sich gröfstenteils von der Sporogonienwand und der Columella los und führen beim Austrocknen drehende Bewegungen aus, durch welche die Sporenmasse in Bewegung gerät. Einzelne Sporen, teilweise auch Klumpen von solchen werden mitsamt den (hier im Gegensatz zu den übrigen Lebermoosen typisch aus Zellreihen bestehenden) „Elateren“ aus den geöffneten Sporogonien herausgeworfen, was nach dem unten Anzuführenden bei Sonnenlicht noch energischer geschehen wird. In seltenen Fällen zeigen diese „Elateren“ bei Anthoceros laevis auch rudimentäre, spiralige Verdickungen[1]) auf ihren Zellmembranen, was deshalb von Interesse ist, weil andere Anthoceros-Arten (A. Vincentianus, giganteus, multifidus, denticulatus u. a. und Dendroceros) diese spiralige Verdickung scharf ausgeprägt zeigen. Hier führen diese Zellreihen offenbar auch energischere Schleuderbewegungen aus als bei den Anthoceros laevis, punctatus u. a., bei welchen nur rudimentäre Elateren vorhanden sind. Es liegt, wie mir scheint, kein Grund vor, sie als rückgebildet den anderen gegenüber zu betrachten; vielmehr sehen wir, wie innerhalb einer Reihe sich die Ausbildung eines Organes allmählich steigern kann. Von den äufserlich ähnlichen Elateren der Jungermannieen und Marchantieen unterscheiden sich auch die mit spiraligen Verdickungen versehenen der Anthoceroteen, wie aus dem Obigen hervorgeht, dadurch, dafs sie aus Zellreihen bestehen.

Was die dritte Gattung der Anthoceroteen, Notothylas, betrifft, so hat Douglas Campbell[2]) neuerdings nachgewiesen, dafs — im Gegensatz zu den auf ungünstiges Material begründeten Angaben Leitgebs — die Differenzierung von Archespor und Columella im wesentlichen ganz ebenso erfolgt wie bei Anthoceros. Nur ist das interkalare Wachstum weniger ausgeprägt, und die Teilungen des Archespors verlaufen etwas anders. Dagegen zeigt der Bau der reifen Kapsel bedeutende Abweichungen. Wir finden bei den Notothylas-Sporogonien, welche viel kleiner bleiben als die von Anthoceros, weder ein Assimilationsgewebe an der Kapsel, noch dementsprechend auch Spaltöffnungen. Ob die sterilen Zellen sich bei der Sporenaussaat beteiligen[3]), ist unbekannt; ob es Notothylas-Arten giebt, bei denen wenigstens in dem reifen Sporogon keine Columella nachweisbar ist (sie könnte hier wie unter den Laubmoosen bei den Ephemeraceen frühzeitig zerdrückt werden), bedarf weiterer Untersuchung. Bis jetzt zeigen sich die Anthoceroteen in allen ihren Eigentümlichkeiten als eine den anderen Lebermoosen gegenüber scharf abgegrenzte Gruppe von offenbar beträchtlichem Alter.

---

[1]) Gewöhnlich findet man zwei in der Längsrichtung, aber nicht gerade verlaufende Verdickungsstreifen.

[2]) Mosses and ferns p. 141 ff.

[3]) Wahrscheinlich ist dies der Fall, da sie Verdickungsstreifen auf ihren Zellwänden haben.

2. **Marchantiaceen- und Jungermannieen-Reihe.** Die Sporogonien der Anthoceroteen stehen auf einer ziemlich hohen Stufe der Differenzierung gegenüber den niedersten Formen der Sporogonien, wie wir sie bei den Marchantiaceen finden; der niedrige Grad der Ausbildung spricht sich darin aus, dafs die Sporogonien keinerlei besondere Einrichtungen zur Sporenaussaat besitzen. Wie bei den Laubmoosen finden wir diesen Typus auch bei den Lebermoosen dann, wenn die Sporogonien verhältnismäfsig klein sind, aber relativ grofse und nicht sehr zahlreiche Sporen hervorbringen. Wo zahlreiche kleine Sporen gebildet werden, sind stets auch besondere Einrichtungen zur Sporenaussaat vorhanden: das Sporogon differenziert sich in eine Kapsel, die neben den Sporen noch sterile, bei

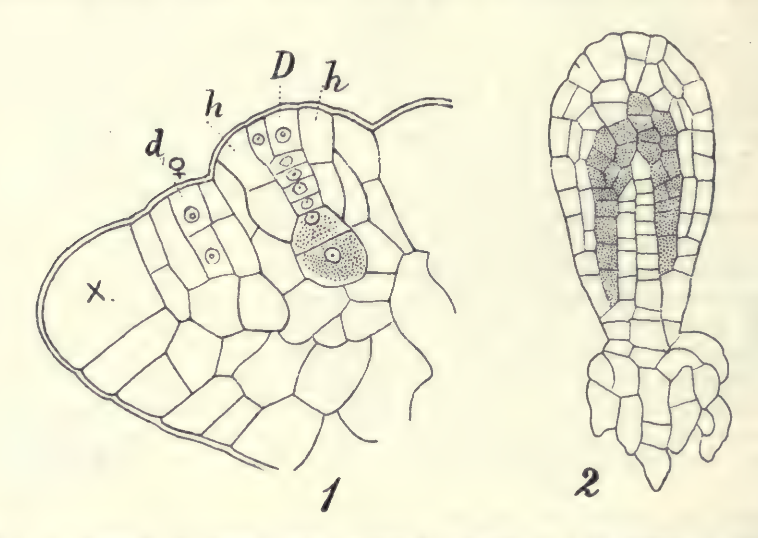


Fig. 213. Notothylas orbicularis (nach DOUGLAS CAMPBELL). *1* Längsschnitt durch den Thallus (X) Scheitelzelle; rechts von derselben ein junges Archegonium (♀) und ein älteres; *D* Deckelzelle; *h* Halszellen. (600/1.) *2* Längsschnitt durch ein junges Sporogon, Archespor punktiert.

der Reife meist der Sporenaussaat dienende Zellen enthält, und in einen Stiel, dessen basaler Teil als Saugorgan ausgebildet ist. Durch die Streckung dieses Stieles wird der Archegonienbauch durchbrochen und die Kapsel emporgehoben. Diese Streckung erfolgt in kurzer Zeit durch starke Vergröfserung der Stielzellen unter Verbrauch der in denselben lagernden Stärke. Die Kapselwand öffnet sich in charakteristischer Weise, und die Sporen werden ausgestreut, und der aus dünnwandigen Zellen aufgebaute Stiel verwelkt. Diese Sporogonien haben also im Gegensatz gegen die der Anthoceroteen aufserhalb des Archegonienbauches nur eine sehr kurze Existenz; sie leben der Hauptsache nach durchaus auf Kosten der Geschlechtsgeneration, auf der sie sich wie Parasiten verhalten. Diese bildet oft auch ein besonderes Nährgewebe für die Sporogonien aus.

Die niedrigst stehenden Formen der Sporogonien sind kleistokarp, sie entlassen ihre Sporen erst durch Verwitterung der Sporogonwand, die Sporen sind relativ grofs, besondere Verbreitungsmittel nicht vorhanden. Bei den höher stehenden öffnet sich die Sporogonwand bei der Reife, bei den Junger-

mannieen meist in vier Klappen, bei den Marchantieen innerhalb der einzelnen Gattungen in sehr verschiedener Weise. Nach in meinem Institut ausgeführten Untersuchungen löst sich immer ein Deckelstück ab (mit Ausnahme etwa von Targionia, deren Wand in einzelne unregelmäfsige Stücke zerfällt). Dies „Deckelstück" ist entweder zusammenhängend, oder zerfällt in einzelne Zellen. Der Rest der Kapsel bleibt als Urne stehen (Reboulia, Grimaldia u. a.), spaltet sich in vier (später nochmals geteilte) Klappen bei Lunularia, rollt sich zusammen bei Fegatella, kurz, es kommen hier verschiedene Variationen vor. Ganz unrichtig ist die (von Schiffner wiedergegebene) Zeichnung und Angabe, dafs bei Lunularia Elaterenbüschel an den Klappenspitzen hängen bleiben (wie dies bei Aneura der Fall ist). Indes soll auch auf diese Verhältnisse hier ebensowenig näher eingegangen werden als auf die Abweichungen von der gewöhnlichen Öffnungsweise der Jungermannieen-Kapseln.

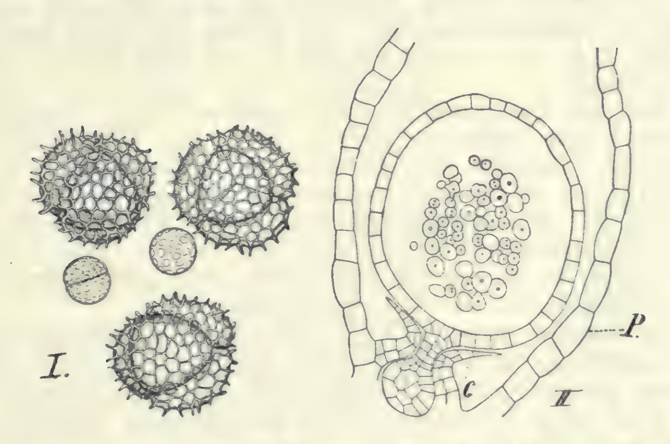


Fig. 214. Sphaerocarpus terrestris. *I* 3 Sporentetraden und 2 sterile Zellen aus einem reifen Sporogonium, stark vergr. *II* Längsschnitt durch ein Sporogon mittlerer Entwicklung (Sporenmutterzellen noch nicht geteilt); *c* Calyptra; *P* „Perigon".

Betreffs der inneren Differenzierung lassen sich bei Marchantiaceen und Jungermanniaceen folgende Typen unterscheiden:

1. Das Sporogon differenziert sich in eine Wandschicht und einen nur von Sporen erfüllten Innenraum: Riccia, Oxymitra. Die Wandschicht wird frühzeitig bei Riccia wieder „resorbiert", die Sporen werden durch Verwitterung des Thallus frei.

2. Die Zellen des Innern werden nicht mehr alle zu Sporenmutterzellen, ein Teil bleibt steril.

A) Die sterilen Zellen sind nur „Nährzellen", das Sporogon hat keinen wirklichen Stiel, sondern höchstens ein als Saugorgan dienendes kurzes Anhängsel (Corsinia, Riella, Sphaerocarpus). Die primitivsten Verhältnisse finden sich bei Sphaerocarpus, insofern als die Differenz zwischen sterilen und fertilen Zellen hier verhältnismäfsig spät eine beträchtliche wird. Merkwürdig ist, dafs die Wand des Sporogons frühe schon vom Inhalt sich abhebt (Fig. 214, *II*). Der letztere ist umgeben von einer schleimigen Flüssigkeit, die wir der vergleichen dürfen, die sich in den „Wasserbäuchen" der Calyptra einiger Laubmoose findet (vgl. diese), d. h. sie dient wohl als Wasserreservoir. Die sterilen Zellen zeichnen sich zunächst durch ihren gröfseren Stärkegehalt aus, während

die fertilen mehr mit Eiweifsstoffen sich füllen, eine Differenz, die in ganz ähnlicher Weise auch bei Aneura hervortritt. Die fertilen Zellen werden gröfser, der Gewebeverband lockert sich in der Weise, dafs zunächst Gruppen von 2—3 Sporenmutterzellen mit einigen daran haftenden sterilen Zellen gebildet werden. Die Flüssigkeit, welche den Innenraum der Sporenkapsel erfüllt, ermöglicht übrigens vielleicht insofern einen Stoffaustausch, als lösliche Stoffe in sie von den sterilen Zellen abgegeben, aus ihr von den fertilen aufgenommen werden können. Jedenfalls werden die fertilen Zellen hier zum gröfsten Teile von den chlorophyllhaltigen sterilen und der chlorophyllhaltigen Kapselwand ernährt, der kurze Stiel des Sporogons löst sich bald ab, so dafs das Sporogon auf sich selbst angewiesen ist. Die Kernteilungen in den sterilen Zellen (später treten öfters auch Teilungswände auf, Fig. 214, *I*, links) erinnern mehr an die Kernfragmentationen in den Tapetenzellen der Antheren als an die Teilungen der Sporenmutterzellen. Die Sporen bleiben zu Tetraden verbunden (Fig. 214, *I*), die sterilen Zellen sind auch bei der Sporenreife noch nachweisbar.

Die Art, wie die Sporen herausgelangen (ob durch Verwitterung der Sporogonwand oder sonstwie), ist bei Riella und Sphaerocarpus nicht näher bekannt. Dasselbe gilt für Corsinia. Wahrscheinlich werden bei all diesen Formen die Sporen, nachdem die Sporogonien verwittert sind, weggeschwemmt. Die sterilen Zellen sind hier wie bei Sphaerocarpus noch bei der Sporenreife lebend und mit kleinen Chlorophyllkörpern versehen, auch sie dienen als Nährzellen, sind aber äufserlich schon etwas elaterenähnlicher als bei Sphaerocarpus.

B) Die sterilen Zellen sind mit meist spiraligen Verdickungen versehen, spindelförmig, zuweilen verzweigt, bei der Sporenreife tot, sie beteiligen sich bei der Sporenverbreitung, und zwar in verschiedener Weise, teils indem sie beim Austrocknen Schnellbewegungen ausführen[1]), teils indem sie nach der Öffnung der Sporogone durch hygroskopische Bewegung ein lockeres Haufwerk bilden, das einen gröfseren Raum einnimmt als in der Sporogonkapsel, und von dem die Sporen durch Luftströmungen allmählich hinweggeführt werden können. Die Schnellbewegungen der Elateren treten, wie ich gezeigt habe, beim Austrocknen derselben ein, sie werden um so energischer sein, je rascher die Austrocknung erfolgt.

So findet bei den Marchantieen gewöhnlich keine erhebliche Abschleuderung statt, wohl aber tritt eine solche ein unter den Bedingungen, die ich mit den Worten eines Beobachters aus dem vorigen Jahrhundert, Kölreuter, wiedergeben möchte[2]). „Will man haben, dafs sich die Fäden (= Elateren) der stäubenden Samenkapseln lebhaft bewegen sollen, so darf man sie nur, nachdem sie (d. h. offenbar die Sporogonien) zuvor im Schatten gestanden, auf einmal

[1]) Der Bewegungsmechanismus der Lebermooselateren ist neuerdings von Kamerling (Flora 1898 p. 157) einer eingehenderen Untersuchung unterworfen worden. Indem ich auf die genannte Abhandlung verweise, bemerke ich nur, dafs der Bewegungsmechanismus nicht bei allen Lebermooselateren derselbe ist, der von Anthoceros z. B. weicht von dem der meisten Jungermannieen ab. Kamerling hebt hervor, dafs diese Verschiedenheit der Mechanik mit eine Stütze für die von mir ausgesprochene Ansicht sei, dafs es sich bei den Elateren ursprünglich überall um „Nährzellen" handle, die erst sekundär in den Dienst der Sporenverbreitung traten. (Nachtr. Anm.)

[2]) Kölreuter, Das entdeckte Geheimnis der Kryptogamen. Karlsruhe 1777 p. 23. (Die von diesem hochverdienten Forscher hier entwickelten Anschauungen über Befruchtung sind verfehlt, es finden sich aber doch einzelne gute Beobachtungen.)

der Sonne aussetzen, oder wenn sie den Sonnenstrahlen ausgesetzt sind, gelinde anfeuchten; alsdann wird ihre Bewegung, sowie ihre eigene sowohl, als die angehauchte Feuchtigkeit wieder abdünstet, augenblicklich stärker und lebhafter, dergestalt, dafs der dadurch losgeschnellte Samen wolkenweise abfliegt. Am allerstärksten aber zeigt sich diese Wirkung, wenn man auf ihren gelben Wollenbüschel den Brennpunkt mit einem gemeinen Brennglase fallen läfst[1]). Eben dieses Hilfsmittels kann man sich auch bei den stäubenden Kolben des Schaftheus mit gleichem Vorteil bedienen."

Diese je nach der Raschheit des Austrocknens verschieden starke hygroskopische Bewegung ist auch bei der folgenden Einteilung im Auge zu behalten. — Die zwei Gruppen — bei der einen dienen die Elateren als Schleuderorgane, bei der anderen nicht — sind nicht scharf voneinander zu trennen. In beiden Gruppen lassen sich verschiedene Typen unterscheiden.

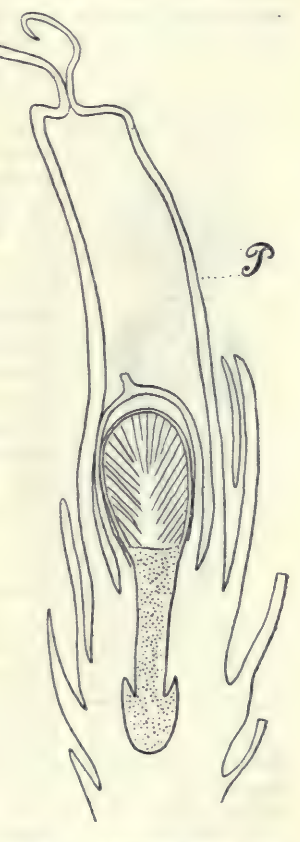


Fig. 215. Längsschnitt durch ein Stämmchen von Jungermannia bicuspidata. *P* Perianth. Das Sporogon des befruchteten Archegoniums hat sich tief in das Stämmchen eingebohrt.

I. Die Elateren wirken als Schleuderorgane.

a) Jungermannia-Typus. Die Elateren sind frei, der Sporogonwand also nicht angemessen und ohne wahrnehmbare Ordnung im Sporenraum verteilt. Die Kapselwand öffnet sich mit vier Klappen. Dadurch wird die vorher noch feuchte Masse von Sporen und Elateren der Austrocknung ausgesetzt; sobald die Kapselwand klafft, beginnt meist das Ausschleudern der Sporen, es dauert meist nur kurze Zeit, in einigen Minuten ist alles vorüber, die Existenz des Sporogons hat damit ihren Abschlufs gefunden. Hierher gehören verschiedene Jungermannia-Arten, Plagiochila, Chiloscyphus u. a. Eine Modifikation dieses Typus, die zum folgenden überleitet, findet sich bei Jungermannia bicuspidata, J. trichophylla u. a. Hier sind nämlich die sehr langen Elateren mit ihrer Basis angeheftet an die Sporogonwand, sie konvergieren nach innen hin, wo eine elaterenfreie Zone sich befindet. In dem geöffneten Sporogon sieht man die mit Sporen besetzten Elateren mit ihrem freien Ende eine drehende Bewegung ausführen und dann von ihrer Anhaftungsstelle abspringen, wobei sie die ihnen ansitzenden Sporen fortschleudern. Einige bleiben übrigens gewöhnlich auf der Kapselwand sitzen.

b) Frullania-Typus. Hierher gehören aufser Frullania die mit ihr nahe verwandten Gattungen Lejeunia, Colura und Phragmicoma. Hier sind die Elateren einander annähernd parallel in der Längsachse des

---

[1]) Von neueren Autoren war die Schnellwirkung der Elateren ganz in Abrede gestellt worden.

Sporogons angeordnet; ihre verbreiterten Enden sind mit der Innenfläche der Kapsel in Verbindung, bei der Öffnung des Sporogons reifsen sie an ihrer Basis ab und bleiben mit dem oberen Ende an der Sporogonwand sitzen. Die Öffnung der Kapsel erfolgt bei Frullania sehr rasch — ein Ruck, und die Sporen sind weggeschleudert. Offenbar werden die Elateren beim Zurückbiegen der Klappen gespannt, reifsen dann ab, schnellen dadurch los und schleudern die Sporen fort, die hygroskopischen Bewegungen, welche die Elateren auch hier ausführen können, haben nur eine nebensächliche Bedeutung.

C) Formen mit „Elaterenträgern".

a) Pellia-Typus[1]). Die grofsen Kapseln der Pellia-Arten enthalten Sporen, die schon innerhalb des Sporogons die ersten Keimungsstadien zurückgelegt haben und dabei zu Zellkörpern geworden sind. Damit hängt es zusammen, dafs hier ein Wegschleudern gewöhnlich nicht stattfindet.



Fig. 216. Pellia calycina, geöffnetes (und entleertes) Sporogon. Die Klappen der Sporogonwand zurückgeschlagen, in der Mitte der „Elaterenträger", aus zahlreichen Fäden bestehend.

Betrachtet man ein geöffnetes Sporogon von Pellia calycina (Fig. 216), so findet man dem Grunde der Kapsel ansitzend ein Büschel (öfters bis 100) langer, fadenförmiger, spiralig verdickter Zellen; bei P. epiphylla sind es viel weniger, auch sind sie an ihrem Grunde gewöhnlich miteinander im Zusammenhang. Diese Büschel sind die „Elaterenträger", die eigentlichen, freien Elateren sind mit den Sporen schon abgefallen. Ein Schnitt durch eine ungeöffnete Kapsel zeigt im Centrum derselben im untern Teil der Kapsel einen Zellkörper mit strahliger Zellanordnung, der zum Elaterenträger wird. Sporenmutterzellen sind hier überhaupt nicht vorhanden. Die Aufgabe des „Elaterenträgers" ergiebt sich aus der Art und Weise, wie die Kapsel sich öffnet. Bei P. calycina fand ich folgendes, was in Ergänzung meiner früheren Angaben mitgeteilt sei. Die Kapsel öffnet sich in vier Klappen, die sich zunächst annähernd horizontal ausbreiten. Elateren und Sporen geraten in lebhafte Bewegung (gelegentlich werden auch einige Sporen auf kurze Entfernungen hin ausgeschleudert). Man sieht vom Elaterenträger zunächst nichts, weil er über die Sporenmasse (resp. über die vier Klumpen derselben) spinnwebartig ausgebreitet ist. Die Sporenelaterenmasse nimmt ein gröfseres Volumen ein als in der Kapsel und ruht zunächst auf den Klappen. Später biegen diese sich noch mehr zurück, die Sporen werden infolgedessen, wenn sie nicht vorher schon durch Luftströmungen entfernt sind, abfallen. Aber es geschieht dies nicht auf einmal, weil durch den Elaterenträger die Masse noch zusammengehalten wird, an demselben eine Art Stütze hat. Später richtet sich der Elaterenträger, der beim Öffnen der Kapsel auseinandergezogen worden war, wieder auf; sollten noch Sporen an ihm haften, so können sie leicht weggeblasen werden. Wir sehen also, dafs der Elaterenträger eine allmähliche Aussaat der Sporen sichert (dafs er in der Jugend auch eine ernährungsphysiologische Funktion hat, wird unten zu erwähnen sein), und wenn wir

[1]) Vgl. aufser meiner citierten Arbeit (und der dort angeführten Litteratur) auch Jack, Beiträge zur Kenntnis der Pellia-Arten, Flora 81. Bd. p. 1 ff.

bedenken, dafs in einer Kapsel von Pellia epiphylla Jack 4500 Sporen zählte, so leuchtet ein, wie wichtig es für die Pflanze ist, dafs diese nicht in grofser Anzahl miteinander aus der Kapsel ausfallen.

b) **Aneura-Typus** (Aneura, Metzgeria, Hymenophytum). Während bei Pellia der „Elaterenträger" als ein eigentümlich ausgebildetes Elaterenbündel betrachtet werden kann, ist bei dem Aneura-Typus der Elaterenträger mehr specialisiert.

Fig. 217 zeigt einen Längsschnitt durch eine reife Kapsel von Aneura pinguis. Wir sehen in den Innenraum der Kapsel von der oberen Wand aus einen Gewebekörper hineinragen, den Elaterenträger, die losen Elateren sind im Sporenraum in strahliger Anordnung verteilt. Der Elaterenträger spaltet sich später in vier Teile, die Trennungslinien sind schon frühe erkennbar. Die Zellen des Elaterenträgers haben halbringförmige Verdickungen, die untersten derselben wachsen vielfach zu zugespitzten, elaterenähnlichen Zellen aus. Zwischen diese Vorsprünge des Elaterenträgers (und auch an anderen Stellen) legen sich die Enden einer Anzahl der freien Elateren an, aber keineswegs alle. Die Kapsel öffnet sich in vier Klappen, die annähernd horizontale Richtung einnehmen, ebenso teilt sich die Sporen- und Elaterenmasse in vier Teile. Nun führt jede dieser vier den Klappen aufliegenden Massen an ihrem Anheftungspunkt (also am Elaterenträger) eine Drehung von etwa 90° aus, so dafs auf jeder Klappe die Sporenmasse aufgerichtet erscheint. Nun beginnt ein energisches Abschleudern der Sporen, nach etwa fünf Minuten sind nur die Elaterenträger mit einzelnen denselben anhaftenden Elateren übrig. Es ist klar, dafs durch diese Einrichtung zweierlei erreicht wird. Einmal können die Sporenmassen dadurch, dafs sie über die Sporogonwand herausgehoben werden, in weiterem Umkreis zerstreut werden, sodann wird dadurch bei der langgestreckt cylindrischen Gestalt der Aneura-Sporogonien eine ausgiebige Entleerung bewirkt, wir sehen dementsprechend auch, dafs der Elaterenträger um so mehr entwickelt ist, je länger die Kapsel ist.

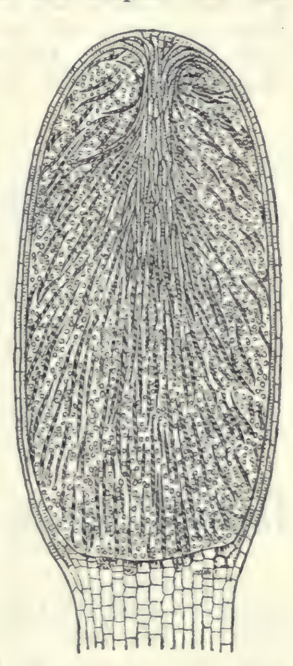


Fig. 217. Aneura pinguis. Längsschnitt durch eine reife Kapsel, vergr. Man sieht von der Spitze der Kapsel in den Sporenraum herunterragen den Elaterenträger, im Sporenraum zahlreiche Elateren und Sporen.

Betreffs Metzgeria sei auf die angeführte Abhandlung verwiesen (Flora 80. Bd. Jahrg. 1895 p. 27).

II. Elateren nicht (oder doch gewöhnlich nicht, vgl. oben p. 322) als Schleuderorgane, sondern nur zum Auflockern der Sporenmasse dienend.

Schon bei Pellia wurde ein eigentlich hierher gehöriges Verhalten angeführt. Auch Fossombronia verhält sich ähnlich. Die Kapselwand trennt sich hier in einzelne Stücke, wobei ein unterer schüsselförmiger Teil übrig bleibt, der der Masse von Sporen und Elateren als Stützpunkt dient. Durch die Bewegungen der Elateren (die zur Abschleuderung nur in ganz unbedeutendem Mafse führen) wird die Masse voluminöser

und kann leicht allmählich weggeführt werden. Ebenso verhielten sich die untersuchten Marchantiaceen, bei denen sich vor der geöffneten Kapsel ein voluminöses Haufwerk bildet, das an das Capillitiumgerüste mancher Myxomyceten erinnert.

Die oben erörterte Funktion der Elateren bezieht sich nur auf den fertigen Zustand. Es ist mir aber nicht zweifelhaft, dafs sie auch während der Entwicklung des Sporogons eine Bedeutung haben. Sie eignen sich vermöge ihrer langgestreckten Gestalt zu Leitungsbahnen, in welchen Nährstoffe für die Sporenmutterzellen transportiert werden. Besonders leuchtet das ein für Formen, bei welchen die Elateren (oder Elaterenträger) mit der Sporogonienwand in Verbindung stehen, wie dies beim Frullania-, Aneura-, Pellia-Typus und dem von Jungermannia bicuspidata der Fall ist. Wo die Elateren zerstreut im Sporenraum

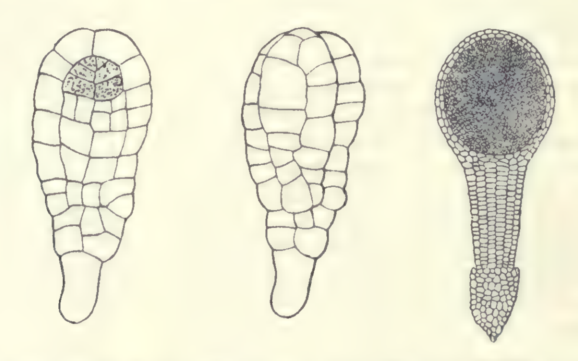


Fig. 218. Lophocolea heterophylla. Die beiden ersten Figuren (300/1) zeigen einen jungen Embryo im medianen Längsschnitt und in Aufsenansicht, die dritte (53/1) einen älteren im medianen Längsschnitt. (Nach Kienitz-Gerloff.)

liegen, werden sie immerhin als Nährzellen dienen können, welche den gröfsten Teil ihres Inhaltes an die Sporenmutterzellen abgeben. Dies wird dadurch erleichtert, dafs die Wände der Sporenmutterzellen, wie die der Elaterenanlagen auf einem mittleren Entwicklungsstadium eine gallertige Beschaffenheit zeigen. Man sieht auch bei Pellia unter dem Elaterenträger in jugendlichen Kapseln eine Anhäufung von Stärke, welche wir als den Überschufs der zugeführten über die durch den Elaterenträger weggeführten Kohlenhydratmenge betrachten dürfen; später wird auch diese Stärke verbraucht und offenbar nicht nur zur Ausbildung des Elaterenträgers.

Was die frühesten Entwicklungsstadien der Embryonen betrifft, so können wir betreffs der Zellenanordnung einige Typen unterscheiden, die aber nicht strenge innegehalten werden.

a) Der verbreitetste ist der Jungermannieen-Typus. Die befruchtete Eizelle wird zunächst durch eine zur Längsachse des Archegoniums rechtwinklige Wand in eine obere und eine untere Zelle zerlegt. Aus der ersteren allein geht die Kapsel und der Stiel des Sporogons hervor, während die untere Zelle als Anhängsel am Fufs des Sporogonienstiels erscheint und wahrscheinlich als Saugorgan dient. Ein etwas älterer Embryo zeigt in seinem oberen Teile eine Anzahl von Querscheiben, deren jede aus vier Zellen in Form von Cylinderquadranten gebildet wird. Der Scheitel ist eingenommen von vier

Zellen in Form von Kugeloktanten. Die Scheidewände derselben bezeichnen die vier Trennungslinien, in welche später die Kapsel aufreifst. Aus diesen vier Kugeloktanten geht in den einfachsten Fällen (die aber eigentlich die am weitesten von der ursprünglichen Gestaltung entfernten sind, z. B. bei Pellia, Frullania, Lejeunia) die Kapsel hervor, indem durch perikline Wände vier äufsere Zellen — die Anlage der Kapselwand — von vier inneren — der Anlage der Sporenmutterzellen oder dem „Archespor" — getrennt werden. In den meisten Fällen werden aber auch noch die den oberen vier Zellen angrenzenden Stockwerke mit in die Kapselbildung einbezogen, so z. B. bei Radula. Da wir als den primitivsten Fall den anzusehen haben, dafs alle Zellen des

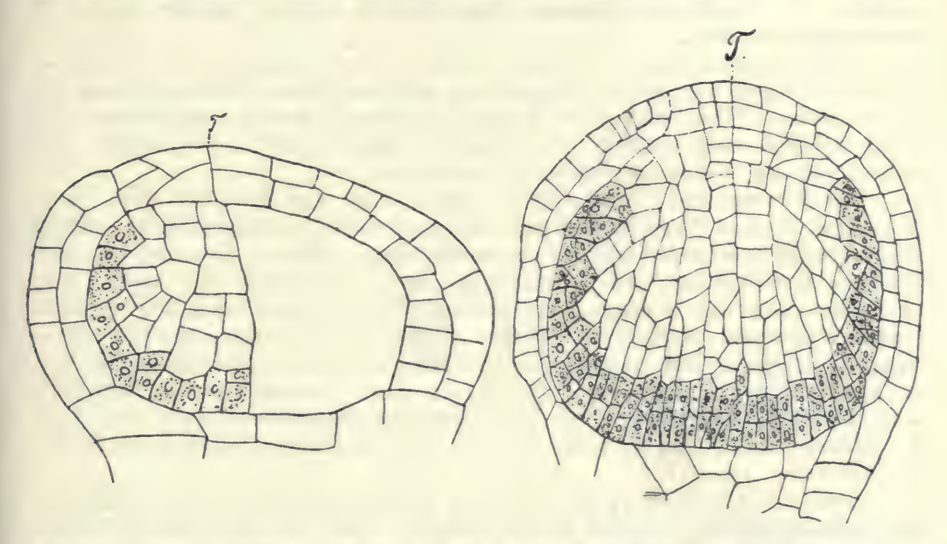


Fig. 219. Aneura palmata. Längsschnitt durch den Kapselteil zweier Sporogonien verschiedenen Alters. Das „fertile" Gewebe des Kapselinnern ist punktiert. *T* Trennungslinie für die Elaterenträger und die Kapselwand.

Embryos (mit Ausnahme der Wandschicht wie bei Riccia) das Archespor darstellen, so wird die Sporogonentwicklung um so mehr dem primitiven Typus nahe stehen, je später sich die Differenzierung des Archespors vollzieht.

Innerhalb des aus der Teilung der Archesporzellen entstandenen sporogenen Zellkomplexes bilden sich dann eine Anzahl Zellen „steril" aus, die oben behandelten Nährzellen und Elateren. Viel weiter geht dieser Vorgang der Sterilisation einzelner Teile des sporogonen Zellkomplexes bei den mit Elaterenträgern versehenen Formen. So bei Aneura[1]). Charakteristisch ist, dafs sich hier schon sehr frühe im sporogenen Zellkomplex eine Trennung bemerkbar macht in zwei Meristeme, von denen das eine, weniger thätige, aber ursprünglich den Hauptteil der Kapsel einnehmende den Elaterenträger, das andere das fertile Zellgewebe liefert, das sich erst später in Sporenmutterzellen und Elateren differenziert. Ursprünglich sind die Zellen des Kapselraumes anscheinend alle gleichartig, wie bei den übrigen Lebermoosen. Später unterscheidet sich eine peripherische Partie von Zellen durch reicheren Plasmagehalt, Chlorophyll und durch Abwesenheit von Stärkekörnern von den inneren. Letztere bilden den Elaterenträger, erstere das sekundäre Archespor. Es ist

[1]) Vgl. Goebel, Archegoniatenstudien VI, Flora 1895 p. 24.

anzunehmen, dafs die sterilen Zellen den fertilen aufserdem auch als Nahrungsspeicher und -bahnen dienen, und dafs damit die frühe Differenzierung zusammenhängt. Abgesehen von dem Interesse, welches diese Entwicklung an sich bietet, ist sie namentlich deshalb von Bedeutung, weil hier uns im Verlauf der Einzelentwicklung ein Vorgang entgegentritt, den wir bei Anthoceros aus vergleichenden Gründen als einen phylogenetisch gewordenen anzunehmen Grund haben. —

Von Abweichungen im Zellenaufbau des Sporogons innerhalb der Jungermannieen-Reihe sei hier nur genannt Sphaerocarpus und Symphyogyne. Bei ersterer Gattung hat der Embryo langgestreckte Gestalt und wird demzufolge zunächst in übereinanderliegende Querscheiben geteilt, welche später in Quadranten zerfallen.

Symphyogyne zeigt an ihrem Embryo nach Leitgeb ein ähnliches Spitzenwachstum wie der der Laubmoose und eine spätere Differenzierung des Sporenraums. Wenn noch mehr Formen untersucht werden, so werden sich wahrscheinlich noch andere Abweichungen vom „Typus" herausstellen, die wie in anderen Fällen um denselben oscillieren.

Die Riccien und Marchantieen zeigen eine der kugelförmigen, resp. eiförmigen Gestalt ihrer Embryonen entsprechende Zellenanordnung, deren Besprechung hier kein weiteres Interesse bieten würde. Erwähnt sei, dafs bei den Marchantieen nach Kienitz-Gerloff schon durch die erste, quer zur Längsachse des Archegoniums stehende Wand Kapsel- und Stielteil voneinander getrennt werden. Auch hier finden wir Schwankungen: bei Targionia [1]) treten in dem langgestreckten Embryo zunächst Querwände auf, und es kann für kurze Zeit sogar zur Bildung einer „zweischneidigen" Scheitelzelle kommen; später tritt dann im oberen Teil Quadrantenbildung ein. Dafs der Embryo von Riccia der primitivste ist, den wir kennen, wurde schon früher hervorgehoben (p. 321).

b) Anthoceros-Typus. Wie das fertige Sporogon von denen anderer Lebermoose abweicht, so auch die Entwicklung. Zwar die ersten Entwicklungsstadien stimmen mit denen des Jungermannieentypus überein: der Embryo besteht aus 2—3 Stockwerken quadrantisch gelagerter Zellen. Aus dem unteren geht der „Fufs" (das Saugorgan) hervor, aus den oberen, resp. dem einen oberen die Kapsel. Die Zellen dieser Stockwerke werden durch Periklinien in Innen- und Aufsenzellen zerlegt (Fig. 213, *2*). Während aber bei den übrigen Lebermoosen die Aufsenzellen zur Wand, die Innenzellen zum Archespor werden, ist das bei Anthoceros nicht der Fall. Hier bilden die Innenzellen die oben erwähnte Columella, das Archespor wird von den Aufsenzellen durch weitere perikline Spaltung abgetrennt. Es ist eine Zellschicht in Gestalt einer nach unten hin offenen Glocke oder Kuppel (ähnlich wie bei den Laubmoosen Sphagnum und Andreaea). Ursprünglich waren offenbar auch die Innenzellen fertil, es findet hier aber eine Sterilisation statt, wie wir sie ähnlich bei Aneura kennen gelernt haben, und auch die Thatsache, dafs die als Assimilationsgewebe dienenden Schichten der Kapselwand durch weitere perikline Teilungen entstehen, deutet darauf hin, dafs wir es mit einer später entstandenen Neubildung zu thun haben. Aus dem Archespor gehen nicht nur die Sporenmutterzellen, sondern auch das Netzwerk steriler Zellen hervor, in dessen Maschen die Sporenmutterzellen liegen, gleichfalls ähnlich dem von Aneura erwähnten Vorgang.

Dafs das Sporogon von Anthoceros späterhin selbständig assimiliert, wurde oben hervorgehoben. Die Embryonen anderer Lebermoose sind zwar gewöhn-

---

[1]) Muscineen p. 355.

lich — wenigstens auf früheren Entwicklungsstadien — auch chlorophyllhaltig, allein für die Ernährung kommt das offenbar (abgesehen von Sphaerocarpus, Riella, Corsinia, vgl. p. 321) kaum in Betracht, vielmehr leben sie auf Kosten der Mutterpflanze. Der Basalteil des Embryo bohrt sich in diese oft tief ein. Es findet sich vielfach ein meristematisches Gewebe, das sich infolge der Befruchtung weiter entwickelt, so bei Pellia, Aneura u. a., bei Calypogeia gehört es dem hier sehr entwickelten „Fufs“ des Embryos an.

Auch sonst erstreckt sich die Wirkung der Befruchtung auf andere Vorgänge als die Embryobildung selbst, namentlich auf die Bildung oder viel-

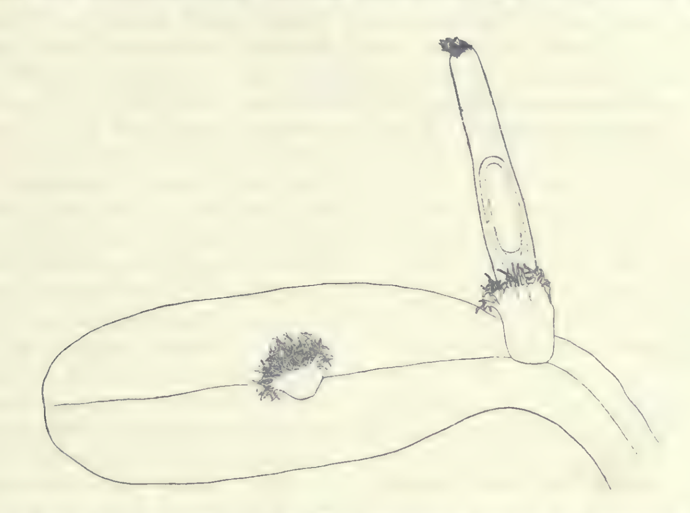


Fig. 220. Blyttia sp. Ceylon. Auf der Thallusoberseite rechts ein junges Sporogon, eingehüllt von Calyptra und Perianth, aufsen das Perichätium (letzteres ist an dem Archegonienstand weiter links allein sichtbar und mit zahlreichen haarartigen Fortsätzen versehen).

mehr Weiterentwicklung von Hüllen für das reifende Sporogon. Darauf wurde oben schon hingewiesen, es sei deshalb nur ein Beispiel hier kurz vorgeführt.

Fig. 220 zeigt von einer Blyttia-Art rechts ein junges Sporogon. Dasselbe ist umgeben von einer zweifachen (resp. dreifachen) Hülle, zunächst von der Calyptra. Diese wird aber nur in ihrem obersten Teile von dem Archegonienbauche gebildet, der Hauptsache nach besteht sie aus dem unter dem Archegonium liegenden Gewebe, in welches sich der Sporogonstiel eingebohrt hat; es erhellt dies schon daraus, dafs man an dieser „Calyptra“ die unbefruchtet gebliebenen Archegonien aufsitzen sieht. Aufserhalb der Calyptra kommt eine viel längere und weitere Hülle, das „Perianth“, welches zur Blütezeit nur als kleiner Ringwall vorhanden war und erst durch die Befruchtung den Anstofs zu weiterem Wachstum erhalten hat. Es ist oben mit einem Schopf versehen, welcher Wassertropfen den Eintritt in das Innere versperrt. Unterhalb desselben ist dann das Perichätium, das sich nur wenig nach der Befruchtung vergröfsert.

Sporenkeimung.

Die Sporen der Lebermoose sind sämtlich einzellig. Wo im Sporangium mehrzellige Körper vorkommen, wie bei Pellia, Fegatella, Dendroceros, liegt meiner Ansicht nach lediglich ein Fall vor, bei welchem die

Keimung schon innerhalb des Sporogons begonnen hat. Es ist charakteristisch, dafs dies bei Formen stattfindet, die sämtlich Bewohner feuchter Standorte sind, ich habe deshalb diesen Vorgang früher[1] dem der Viviparie bei höheren Pflanzen angereiht. Diese Zellkörper werden wohl ebenso wie die verhältnismäfsig grofsen Sporen der Riccien hauptsächlich durch Fortschwemmung verbreitet werden, während die Mehrzahl der Lebermoossporen, wie oben gezeigt wurde, durch den Wind Verbreitung finden. Gröfse und Umhüllung der Sporen sind sehr verschieden, selbst bei nahe verwandten Formen: Marchantia hat kleine, dünnwandige, Preissia grofse, dickwandige Sporen. Während man früher den Sporen gewöhnlich eine cuticularisierte Exine und eine aus Cellulose bestehende Intine zuschrieb, unterschied Leitgeb[2]) drei Hautschichten; das „Exospor" besteht nämlich aus zwei verschieden entstandenen Schichten, deren innere, der Spore selbst angehörig, die eigentliche „Exine" darstellt, während die äufsere Umhüllung — das „Perinium" — dem Exospor später aufgelagert wird und aus Teilen der Sporenmutterzelle besteht. In Fig. 221 ist die äufsere, faltig abstehende Haut, das Perinium. Die Funktion derselben ist eine schützende, namentlich auch gegen zu starke Austrocknung; im allgemeinen finden wir es bei xerophilen Formen stärker entwickelt als bei hygrophilen. Freilich sind die Beziehungen im einzelnen nicht klar. Leitgeb stellt die Bedeutung des Periniums als Schutz gegen Austrocknung in Abrede und weist diesen hauptsächlich der Cuticula zu, weil das Perinium auch bei Corsinia, die feuchte Standorte bewohne, mächtig entwickelt sei. Es wird sich aber fragen, ob diese Standorte wirklich ständig feucht sind. Gewifs wird auch (namentlich bei wasserbewohnenden Riccien) der Schutz gegen Pilze in Betracht kommen; mit einer längeren Ruhezeit der Sporen könne das Perinium deshalb, wie Leitgeb meint, nicht in Beziehung stehen, weil gerade dickwandige Lebermoossporen, wie die von Corsinia, Preissia, Anthoceros, Sphaerocarpus, schon wenige Tage nach der Sporenaussaat keimen. Die blasige Auftreibung des Periniums, wie sie namentlich bei Grimaldia sich findet (Fig. 221) möchte man zunächst wohl aus Analogie mit den Pollenkörnern von Pinus für eine Flugeinrichtung halten. Aber zur Zeit des Aufspringens der Kapseln enthalten die Auftreibungen nicht Luft. Leitgeb findet ihre Bedeutung darin, dafs sie die Volumzunahme der Spore bei der Keimung gestatte und doch zunächst noch eine schützende Umhüllung darstelle. Ich gestehe, dafs mir diese Deutung nicht ganz befriedigend erscheint[3]), und dafs mir für eine endgiltige Deutung der Strukturverhältnisse der Sporenhüllen erst noch eine eingehendere Kenntnis der Lebensbedingungen der betreffenden Arten notwendig erscheint. Namentlich wird es sich fragen, wann in der Natur die Sporenkeimung erfolgt.

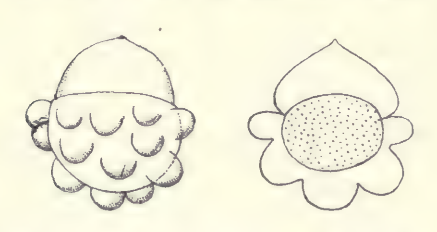


Fig. 221. Grimaldia dichotoma. Spore links von aufsen, rechts im Durchschnitt (der Inhalt durch Punktierung angedeutet). Die äufsere Sporenhaut bildet Aussackungen.

---

[1]) S. I p. 133.

[2]) Über Bau und Entwicklung der Sporenhäute. Graz 1884.

[3]) Bei Corsinia besteht das Perinium aus einzelnen Platten, die eine Dehnung des Innern gestatten.

Wie in andern Gruppen finden wir auch bei den Lebermoosen Formen, deren Sporen auf sofortige Weiterentwicklung eingerichtet sind, und eine längere Austrocknung nicht ertragen, und solche, die eine Ruheperiode durchmachen können, resp. müssen.

Charakteristisch für die Keimung ist, dafs sie eine heteroblastische ist (vgl. I, p. 123). Es bildet sich zunächst ein einfacher gestalteter Vorkeim, an dem die Pflanze sich dann entwickelt, nur sind Vorkeim und Pflanze voneinander weniger scharf abgesetzt als bei den Laubmoosen, weil vielfach aus der Endzelle des Vorkeims die Pflanze sich bildet.

Die Gestaltung des Vorkeims ist eine meist verschiedene und, wie schon früher (I, p. 125 ff.) dargelegt wurde, teilweise von äufseren Faktoren abhängige. Sie sei, da sich an die Keimung eine Anzahl interessanter Fragen knüpfen, hier an einigen Beispielen geschildert.

I. Jungermannieen. A) Thallose Formen. Sehr einfach sind die Keimungserscheinungen bei Metzgeria und Aneura. Bei Metzgeria [1]) teilt sich die Spore, nachdem sie ihr Volumen vergröfsert hat, durch eine Querwand in zwei (meist ungleich grofse) Zellen. Schon in der einen (kleineren) dieser beiden Zellen kann durch eine zur Längsachse schief geneigte Wand die Bildung einer „zweischneidigen" Scheitelzelle eingeleitet werden, und es entsteht so eine, zunächst einschichtige Zellfläche, welche später an ihrem Vegetationspunkt Schleimpapillen bildet, eine Mittelrippe erzeugt und so die charakteristische Form des Metzgeriathallus hervorbringt. Die Länge des Fadens hängt offenbar ab von der Lichtintensität; je geringer diese ist, desto später wird sich die Zellfläche bilden.

Ebenso verhält sich Aneura, bei welcher auch verzweigte Keimfäden beobachtet sind. Und auch die Brutknospen stimmen in ihrer Keimung ganz mit den Sporen überein. Die Keimung von Blyttia, Mörkia, Monoclea, Hymenophytum und Symphyogyne ist nicht bekannt. — Die innerhalb des Sporogons schon zu Zellkörpern gewordenen Sporen von Pellia haben an dem einen Ende — es ist nicht bekannt, wie dasselbe innerhalb des Sporogons liegt — eine hellere Zelle, die zum ersten Rhizoïd auswächst, während die Entwicklung des Pflänzchens gewöhnlich am andern Ende des aus der Spore hervorgegangenen chlorophyllhaltigen Zellkörpers eintritt. Indes kann der Zellkörper auch so sich lagern, dafs hier an diesem Ende gleichfalls Rhizoïden auftreten, und die Anlage der Pflanze in der Mitte des Vorkeimkörpers eintritt. Offenbar sind es also äufsere Faktoren, die bestimmen, wo die Anlage stattfindet, und die durch Anlegung des Rhizoïds angedeutete Polarität des Vorkeims ist keine ein für allemal feststehende; sie tritt nur ein, wenn der Keimling aufrecht stehend sich entwickelt, auch verhalten sich die Pellia-Arten in dieser Beziehung nicht gleich.

B) Akrogyne Jungermannieen. Ganz ähnlich wie bei Pellia verläuft die Keimung bei Frullania und Madotheca, aber hier erst nach der Aussaat. Es entsteht aus der Spore ein eiförmiger Zellkörper, der sich durch Rhizoïden am Substrat befestigen kann, eine Aufsenzelle desselben wird zur Scheitelzelle des beblätterten Stämmchens. Eine Beziehung dieser Keimungsart zu den Lebensverhältnissen ist bis jetzt nicht bekannt. Dagegen ist eine solche ersichtlich bei Radula und bei Lejeunia. Bei Radula geht aus der Spore eine kuchenförmige Zellfläche hervor, die im wesentlichen ebenso gestaltet

[1]) Vgl. Goebel, Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889 p. 15; Über Rückschlagsbildungen und Sprossung bei Metzgeria. Flora 1898.

ist wie die Brutknospen dieser Pflanze, nur dafs diese an ihrer Basis die Anheftungsstelle zeigen. Aus einer Zelle am Rande dieses kuchenförmigen Vorkeims bildet sich die Anlage der beblätterten Pflanze; es ist klar, dafs die Gestalt des Vorkeims und der Brutknospen sie geeignet macht, einer Baumrinde oder einem Blatte sich rasch anzuheften, was für diese epiphytisch lebenden Formen von Vorteil sein wird. Ähnliches sehen wir bei der grofsen Gattung Lejeunia. Fig. 222, *1* zeigt die eigentümlich langgestreckte Spore von Lej. serpyllifolia. Sie teilt sich durch eine Querwand, und diese Teilung kann sich, wie Fig. 222, *3* zeigt, wiederholen, und so ein kurzer Keimfaden entstehen. Gewöhnlich aber tritt schon nach der ersten Teilung in einer der beiden Zellen die Bildung einer „zweischneidigen" Scheitelzelle ein, während die andere sich durch eine Längswand teilt, es entsteht so eine, je nach der Art und den äufseren Umständen breitere oder schmälere Zellfläche (vgl. Fig. 222, *5*), die sich durch Adventivsprosse vermehren kann. Schliefslich geht aus der Scheitelzelle des Vorkeims die beblätterte Pflanze hervor. Vergleichen wir damit die Ausbildung der Brutknospen, so sehen wir (vgl. Fig. 175, *III*), dafs an der auf einem kurzen Stiele sitzenden Zellfläche meist zwei keilförmige Scheitelzellen sind, aus deren jeder ein beblätterter Sprofs hervorgeht. Eine solche Brutknospe entspricht eigentlich zwei an ihrer Basis miteinander vereinigten Vorkeimen, oder, was auf dasselbe herauskommt, einem bipolar entwickelten Vorkeim. Die Verschiedenheit der Sporenkeimung gegenüber besteht lediglich darin, dafs bei der Spore schon eine Polarität gegeben ist, bei der frei auf dem Blatte sich entwickelnden Brutknospe (die anders angeheftet ist als die von Radula) aber nicht[1]). Wenn wir diese Verschiedenheit berücksichtigen, so ist eine wesentliche Verschiedenheit zwischen Sporenkeimung und Brutknospenentwicklung nicht vorhanden. Wir werden auch für Marchantia nachweisen können, dafs die scheinbare grofse Verschiedenheit zwischen Sporenkeimung und Brutknospenentwicklung lediglich durch die Lage bedingt ist, in der sich die Brutknospen ausbilden.

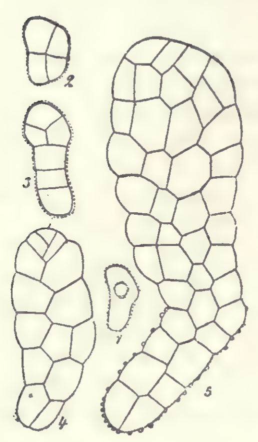


Fig. 222. Sporenkeimung von Lejeunia. *1—4* Lejeunia serpyllifolia (Exospor durch Punktierung angedeutet, es wird hier — wie auch bei einer Anzahl anderer Formen — nicht durchbrochen, sondern stark gedehnt). *5* Vorkeim einer unbestimmten südamerikan. Lejeunia-Art.

Auch bei Lejeunia können, wenn die äufseren Umstände nicht günstig sind, Vorkeime und Brutknospen thallos weiter wachsen, ehe sie zur Erzeugung einer beblätterten Pflanze gelangen. Normal der Fall aber ist dies bei einer blattbewohnenden Lejeunia, die ich in Java gefunden und L. Metzgeriopsis genannt habe (Fig. 223). Diese merkwürdige Pflanze zeigt als Vegetationskörper einen Thallus, der reich verzweigt ist, und am Rande Anhangsorgane trägt, Zellreihen, die am Vegetationspunkt in regelmäfsiger Reihenfolge entstehend als rudimentäre Blätter angesehen werden könnten. Dieser dem Substrat angeschmiegte und an ihm durch Rhizoïden befestigte Thallus vermehrt sich sogar durch Brutknospen. Als kurze

[1]) Vgl. auch das p. 276 über Lejeunia mirabilis Angeführte!

Anhängsel treten an ihm beblätterte Sprosse hervor, die lediglich die Aufgabe haben, die Sexualorgane hervorzubringen und einer vegetativen Weiterentwicklung, soweit wir bis jetzt wissen, nicht fähig sind. Der Thallus ist nun, wie ich nachgewiesen habe, nichts als ein riesig entwickelter Vorkeim, der hier aber den eigentlichen Vegetationskörper darstellt, während er sonst nur ein rasch vorübergehendes Entwicklungsstadium ist. Ein ähnlicher Fall wird unten bei Protocephalozia ephemeroïdes und bei den Laubmoosen zu erwähnen sein.



Fig. 223. Lejeunia Metzgeriopsis GOEBEL, männliche Pflanze, vergr.

Bei andern Lebermoosen, so Lophocolea, Chiloscyphus, Calypogeia, Cephalozia, wachsen die mit einem feinkörnigen Exospor versehenen Sporen bei der Keimung zu einem Schlauche aus, der durch Querteilungen zu einer Zellreihe wird. Es bildet sich also wie bei Aneura und Metzgeria ein Zellfaden, der sich auch verzweigen kann. Dabei ist von Interesse, dafs z. B. bei Calypogeia Trichomanes gelegentlich auch ganz ähnliche Keimungsstadien wie bei Lejeunia auftreten, d. h. mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsende Zellflächen — mit ein Beweis dafür, dafs diese nur eine Modifikation, resp. Weiterentwicklung des Fadenstadiums darstellen. — Aus der Endzelle des Fadens (oder der Zellfläche) entsteht dann die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle, mit deren Auftreten die Entstehung des beblätterten Stämmchens eingeleitet ist. Auf die Primärblätter desselben kommen wir unten zurück; hier sei nur erwähnt, dafs die Amphigastrien später auftreten als die Seitenblätter. An ihrer Stelle entstehen vielfach zunächst nur Schleimpapillen, die erst später durch Teilungen ihrer Tragzellen auf die Spitze eines Schüppchens emporgehoben werden. Die Keimung der Brutknospen stimmt, soweit sie untersucht ist, auch hier mit der der Sporen überein.

Bei der von SPRUCE in Südamerika gefundenen Cephalozia (Protocephalozia) ephemeroïdes wird der eigentliche Vegetationskörper dargestellt durch den aus verzweigten Fäden bestehenden Vorkeim[1]), an welchem die kurzen, beblätterten, die Sexualorgane tragenden Sprosse nur als Anhängsel erscheinen. Die Vorkeimfäden erinnern sehr an die der Laubmoose, auch darin, dafs sie aus einem oberirdischen chlorophyllhaltigen und einem unterirdischen chlorophylllosen Teile bestehen.

Eine weitere Gruppe von anakrogynen Lebermoosen ist die, bei denen

[1]) Vgl. GOEBEL, Rudimentäre Lebermoose. Flora 1893 p. 83 und die dort citierte Litteratur.

je nach äufseren Umständen bei der Keimung entweder ein fadenförmiger Vorkeim oder ein Zellkörper entsteht: Alicularia, Trichocolea, Jungermannia trichophylla, J. hyalina, Lepidozia reptans. Es ist nicht bekannt, welche äufseren Faktoren es sind, die den Ausschlag darüber geben, ob ein Fadenprotonema oder ein Zellkörper entsteht. Wahrscheinlich ist mir, dafs das Licht dabei eine Hauptrolle spielt, und bei geringer Lichtintensität Fadenprotonema entsteht, bei stärkerer ein Zellkörper; indes könnten auch Feuchtigkeitsverhältnisse beteiligt sein. Ganz Ähnliches gilt, wie schon I, p. 206 erwähnt wurde und aus der Fig. 224 ersichtlich ist, für Anthoceros, während bei Dendroceros sofort ein Zellkörper entsteht. Wir werden bei Besprechung der Prothallienbildung der Farne sehen, dafs auch dort dasselbe Problem sich ganz in derselben Weise wiederholt.

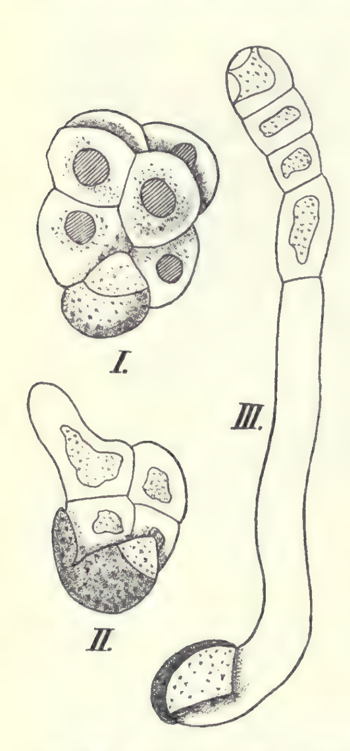


Fig. 224. Keimung von Anthoceros, nach LEITGEB.

Zunächst ist die Keimung der

II. Marchantieen und Riccien

hier zu besprechen. Wir können dabei anknüpfen an die früher schon verwendete Fig. 225 von Preissia commutata. Im Grunde besteht die einzige Verschiedenheit in der Keimung der Marchantieen gegenüber der anderer thallosen Lebermoose darin, dafs die junge Pflanze sich hier nicht in derselben Richtung entwickelt wie der „Vorkeim“. Dieser ist positiv heliotropisch, er bildet an seinem Ende einen rechtwinklig zur Richtung der Lichtstrahlen sich abflachenden Zellkörper, die Keimscheibe, aus deren einem Quadranten die neue Pflanze hervorgeht. Diese macht also mit dem Keimschlauch ursprünglich einen rechten Winkel. Bei den verschiedenen Formen ist dies aber verschieden scharf ausgeprägt (bei Marchantia vgl. Fig. 205, *H*, p. 311). Durch das Verwelken des Keimschlauches kommt das Pflänzchen auf die Erde, die ganze Einrichtung ist offenbar darauf berechnet, die Pflanze an das Licht zu bringen, wenn die Sporen zwischen Steinen etc. liegend keimen, und da, wie früher berichtet, der Keimschlauch (innerhalb der durch die Ernährungsbedingungen gegebenen Grenzen) um so länger wird, je schwächer die Lichtintensität ist, so wird dadurch die Erreichung der günstigen Lichtintensität um so wahrscheinlicher. Ähnlich keimen die Riccien[1]). Dafs Fegatella schon innerhalb des Sporogons die Sporen zu Zellkörpern ausbildet wie Pellia, wurde schon

---

[1]) Nach DOUGLAS CAMPBELL soll bei Riccia hirta die Wachstumsachse der jungen Pflanze mit der des Vorkeims zusammenfallen. Nach seinen Abbildungen (Mosses and ferns Fig. 9) ist dies aber nicht der Fall. Die Rückenseite des Thallus der Keimpflanze fällt nicht mit der Längsachse des Vorkeims zusammen. Übrigens liegt bei dieser Keimungsart den andern Lebermoosen gegenüber lediglich eine mehr oder minder scharf ausgesprochene Anpassung vor, das ursprüngliche Verhalten ist zweifelsohne das für Metzgeria u. a. geschilderte. Bei Marchantia polymorpha (vgl. auch KNY, Text der VIII. Abteilung der botanischen Wandtafeln p. 388) ist die Keimscheibe kaum entwickelt,

früher erwähnt; indes kann auch bei andern Marchantieen (ähnlich wie bei Anthoceros laevis) die Bildung des Keimschlauches gelegentlich unterdrückt werden, so bei Targionia nach D. CAMPBELL.

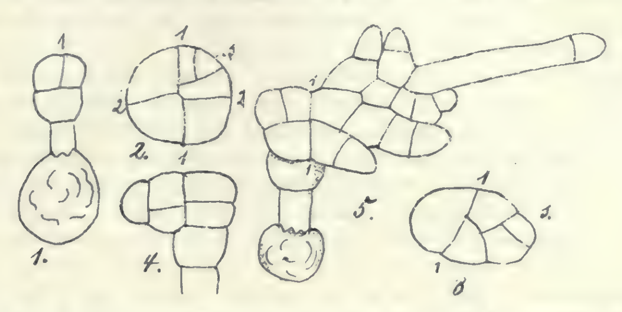


Fig. 225. Preissia commutata, Keimung. An dem hier sehr kurz bleibenden Keimfaden bildet sich oben ein Zellkörper, die Keimscheibe, deren Endzelle meist durch Quadrantenteilung (*2*) zerlegt wird, in einem Quadranten bildet sich die Scheitelzelle (*s*) des jungen Pflänzchens. *4* zeigt im optischen Längsschnitt, dafs die Wachstumsrichtung des „Vorkeims“ und der Keimpflanze einen Winkel von etwa 90° miteinander bilden. *3* Eine Keimscheibe, von oben, bei der schon nach der ersten Teilung in der einen Hälfte die Scheitelzelle des Keimpflänzchens (*s*) entsteht.

Es erübrigt noch, das Verhalten der Brutknospen von Marchantia und Lunularia mit der Sporenkeimung zu vergleichen, von der sie scheinbar weit abweichen.

Diese Brutknospen (Fig. 226) sind bekanntlich linsenförmige Zellkörper, die an beiden Seiten eine Einbuchtung haben, in welcher die Vegetationspunkte liegen, aus denen je ein neuer Thallus sich entwickelt. Die ganze Brutknospe ist nun meiner Ansicht nach nichts anderes als eine vertikal gestellte, ohne Keimschlauch sich entwickelnde Keimscheibe[1]), die, ihrer Profilstellung entsprechend, nicht dorsiventral ausgebildet ist — auch bei den Keimscheiben wird erst durch das Licht die Dorsiventralität „induziert“ (p. 195). Von den gewöhnlichen Keimscheiben unterscheiden sich die Brutknospen, von ihrer bedeutenderen Gröfse und den damit im Zusammenhang stehenden Struktureigentümlichkeiten abgesehen, nur dadurch, dafs sie nicht einen, sondern zwei Vegetationspunkte anlegen. Dasselbe haben wir oben für Lejeunia gesehen. Wir kommen somit zu dem Resultat, dafs bei allen Lebermoosen die Art der Sporenkeimung wesentlich übereinstimmt mit der der Brut-

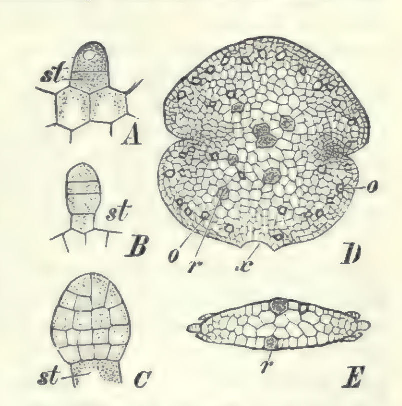


Fig. 226. Marchantia polymorpha. Brutknospenentwicklung. **st** Stiel; *x* Anfügungsstelle; *D* Flächenansicht; *E* Querschnitt (durch die Vegetationspunkte). (Lehrb.)

die Verschiedenheit in der Richtung von Keimschlauch und Thallus aber doch deutlich. Wenn aber der Keimschlauch frühzeitig auf die Erde gelangt, so wird diese Richtungsverschiedenheit kaum hervortreten.

[1]) Vertikal gestellt ist die Keimscheibe auch bei Riella. (Vgl. GOEBEL, Flora 1893 p. 104. Zur Kenntnis der Entwicklung von Riella.)

knospenentwicklung. Läfst sich nun in der Keimung der Sporen ein gemeinsamer Typus erkennen? Ich habe diese Frage früher dahin zu beantworten gesucht, dafs ich annahm, die Bildung eines Keimschlauches und dessen Weiterentwicklung zu einem fadenförmigen, verzweigten Protonema sei als das ursprüngliche Verhältnis zu betrachten. Dafür läfst sich anführen, dafs bei einer Anzahl von Formen die Keimschlauchbildung regelmäfsig auftritt, bei andern wenigstens unter bestimmten äufseren Bedingungen, und dafs wir verfolgen können, wie das fadenförmige Stadium des Keimlings auf eine immer kürzere Dauer beschränkt oder die Bildung eines Keimschlauches durch die einer Zellfläche oder eines Zellkörpers ersetzt werden kann. Aufserdem würde durch diese Annahme, die freilich lediglich eine Hypothese ist, eine Übereinstimmung in der Vorkeimbildung der Lebermoose mit der der Laubmoose herbeigeführt, auch, wie wir sehen werden, mit der der leptosporangiaten Farne. Als das primitivste Lebermoos erscheint ein solches, das an einem einfachen oder verzweigten Keimschlauch einen Zellkörper entwickelt, der die Geschlechtsorgane trägt. Diesem Ideal nähert sich Sphaerocarpus insofern, als schon die ganz jugendlichen Pflanzen Geschlechtsorgane tragen und der Thallus eben nur Träger der Geschlechtsorgane ist, wie die beblätterten Sprosse bei Lejeunia Metzgeriopsis und Cephalozia ephemeroïdes.

Schon im allgemeinen Teile wurde an dem Beispiele der Myxomyceten (I p. 20) gezeigt, dafs eine höhere Ausbildung des Vegetationskörpers dadurch zu stande kommt, dafs die Sporenbildung in einen immer späteren Zeitpunkt verlegt wird. Nehmen wir denselben Entwicklungsvorgang auch für die Lebermoose an, so würde der Vegetationskörper solchen Formen wie den eben erwähnten gegenüber einen Fortschritt dadurch erreichen, dafs er erst allmählich und in längerer Entwicklungsdauer die Ausbildung, welche ihn zur Hervorbringung der Sexualorgane befähigt, erhält. Auf dieses Heranwachsen ist hier noch kurz einzugehen.

Bei den thallosen Jungermannieen sind, der Einfachheit des Baues der erwachsenen Pflanze entsprechend, auch die Veränderungen, welche die Keimpflanze erfährt, einfach (vgl. das p. 331 über Metzgeria Gesagte), während bei den Marchantieen, der höheren Gliederung entsprechend, auch die Zahl der durchlaufenen Entwicklungsstadien eine gröfsere ist. Die jungen Pflänzchen haben zunächst einen andern Bau des Vegetationspunktes, nämlich (wie Fig. 225 zeigt) eine keilförmig-zweischneidige Scheitelzelle, die später in eine vierseitig prismatische übergeht. Der Thallus ist zunächst einschichtig; auch wenn er mehrschichtig geworden ist, hat er zunächst noch keine Schuppen auf der Unterseite, keine Luftkammern auf der Oberseite. Statt ersterer finden wir ein oder mehrzellige keulenförmige Papillen, entsprechend zuerst denen von Metzgeria, später denen von Mörkia oder Cyathodium. Mit letzterer Marchantiee stimmen die Keimpflanzen von Preissia, Marchantia u. s. w. auch darin überein, dafs die ersten Luftkammern noch nicht aus ihrem Boden das charakteristische Assimilationsgewebe aussprossen lassen: mit andern Worten, wir sahen bei den relativ hoch differenzierten Marchantieen die Keimpflanzen Entwicklungsstadien durchlaufen, die bei andern Lebermoosen den dauernden Zustand darstellen, eine Thatsache, die von höchstem Interesse ist. Bei Marchantia treten übrigens die Luftkammern verhältnismäfsig spät auf. Charakteristisch ist auch, dafs die jungen Pflanzen zunächst nur die „Medianschuppen“ haben, also auch hier ein Bauverhältnis zeigen, das bei andern Lebermoosen das bleibende ist,

während Marchantia später die oben (p. 258) beschriebene reichere Schuppenausrüstung erhält. Denken wir uns, eine Preissia- oder Marchantia-Keimpflanze würde Geschlechtsorgane hervorbringen, ehe die Luftkammern auftreten, so würden wir ein Verhältnis wie bei Sphaerocarpus haben.

Bei Plagiochasma Aitonia[1]) zeigt der Thallus auf seiner Oberseite zunächst grubige Vertiefungen mit breiter Mündung, erst später treten die durch eine Atemöffnung nach aufsen abgeschlossenen Luftkammern auf, die erstere Konstruktion ist eben, wie andere Eigentümlichkeiten der Keimpflanze, nur möglich bei einem kleinen, schattig und feucht vege-

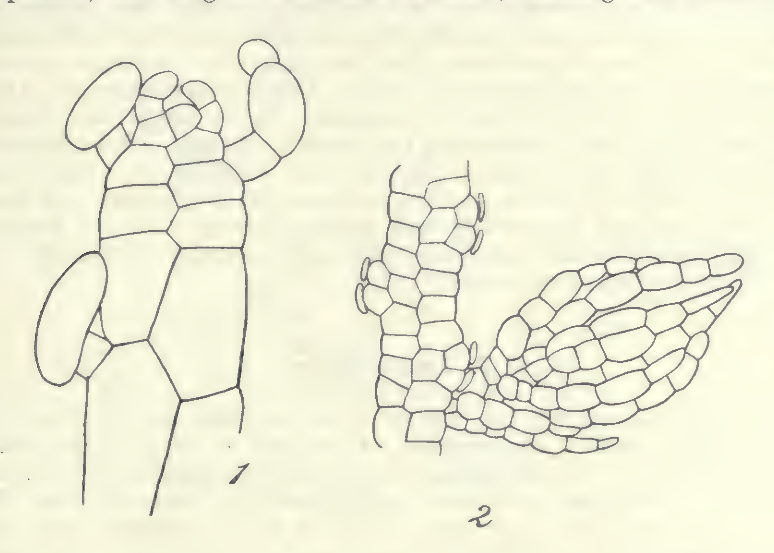


Fig. 227. Zoopsis argentea. *1* Junge Pflanze mit nur aus 3 Zellreihen bestehendem Stämmchen; die „Blätter" sind Zellreihen, die wesentlich nur dem Schutz des Vegetationspunktes dienen. *2* Stück einer älteren Pflanze; ein ventraler Seitensprofs mit wohl entwickelten Blättern trägt die Archegonien. Stark vergr.

tierenden Gewächs. Bei den anakrogynen foliosen Formen ist an den Keimpflanzen zweierlei bemerkenswert: die Gestalt der Primärblätter und das Auftreten der Amphigastrien. Zuerst treten die Seitenblätter auf, und zwar als kurze Zellreihen.

Man kann, wie ich bei J. bicuspidata gezeigt habe, auch später durch schlechte Behandlung die Sprosse nötigen, wieder Primärblätter zu bilden, letztere sind offenbar lediglich Hemmungsbildungen. Während nun die meisten Formen mehr oder minder rasch, jedenfalls aber lange vor dem Auftreten der Sexualorgane vollständig entwickelte Blätter bilden, ist dies bei denjenigen, die ich „rudimentäre" genannt habe, nicht der Fall. Bei diesen bleibt an den v e g e t a t i v e n Sprossen die Blattbildung auf einer Stufe stehen, die bei andern nur an der Keimpflanze sich findet, und erst die Sexualsprosse erhalten weiter entwickelte Blätter. Es erinnert dieser Vorgang also einigermafsen an den, dafs die Vorkeimbildung verlängert wird, nur trifft hier diese (zeitliche) Verlängerung das auf die Vorkeimbildung folgende Stadium.

[1]) Vgl. SCHOSTAKOWITSCH, Flora 79. Bd. p. 360 ff.

Die Lebermoose, die hier in Betracht kommen, sind zunächst dadurch ausgezeichnet, dafs sie, ebenso wie Lej. Metzgeriopsis und Protocephalozia ephemeroïdes, der grofsen Mehrzahl der übrigen gegenüber sehr klein sind; sie haben dünne Stämmchen, die, an schattigen, feuchten Standorten lebend, diesen Lebermoosen ein äufserlich algenähnliches Aussehen geben[1]). Es gehören Vertreter aus verschiedenen Verwandtschaftsgruppen der foliosen Lebermoosen hierher. Einige Beispiele seien genannt. Ziemlich verbreitet ist die Gattung Zoopsis (eine Untergattung von Cephalozia). Die Seitenblätter sind bei den einzelnen Arten an den sterilen Sprossen ungleich stark entwickelt; nur aus zwei Zellen mit je einem Anhängsel bestehen sie bei Zoopsis argentea und setulata, sie werden angelegt wie bei allen übrigen Lebermoosen, aber vollständig in horizontale Stellung verschoben. Die Amphigastrien gelangen über den Zustand der „Primordialpapillen" (zwei nebeneinanderstehende keulenförmige Papillen) nicht hinaus. Ganz anders die Sexualsprosse; sie haben wohl entwickelte, als Zellflächen ausgebildete Blätter. Mehr entwickelt sind die Blätter bei Lepidozia bicruris und Arachniopsis. Sie bestehen aus zwei Zellreihen, an den fertilen Sprossen aus Zellflächen, und ähnlich ist es bei Lepidozia goniotricha und einigen andern. Auf die Beziehung der Organbildung dieser Lebermoose zu den Standortsverhältnissen wurde oben (p. 302) schon hingewiesen.

2. Laubmoose.

Bei den Laubmoosen soll aus Gründen, die sich aus der Darstellung selbst ergeben werden, ausgegangen werden von der Sporenkeimung, an die sich dann die Schilderung der Geschlechtsgeneration anschliefst.

Seit Hedwig zum erstenmal eingehend die Keimung der Moossporen beschrieben hat, ist dieser Vorgang der Gegenstand sehr vieler Untersuchungen und Deutungen gewesen, und trotzdem sind unsere Kenntnisse darüber noch weit von einem Abschlusse entfernt. Zwar stellen wir den Vorkeim nicht mehr als „Protonema" zu den Algen, betrachten ihn auch nicht mehr wie Hedwig als Kotyledon oder lassen wie F. Nees von Esenbeck die Moosknospen durch Verflechtung der Protonemafäden zu stande kommen, aber trotzdem ist manches noch strittig und unklar. Denn mit dem Worte „Vorkeim" ist über die morphologische und biologische Bedeutung des Gebildes, welches den beblätterten Sprossen vorangeht, natürlich noch nichts ausgesagt.

Bei den allermeisten besteht der „Vorkeim" aus verzweigten Zellfäden, unterscheidet sich aber von den fadenförmigen Lebermoosvorkeimen schon dadurch, dafs er nicht einzellige Rhizoïden entwickelt, sondern dafs die unterirdischen Organe ebenfalls gegliederte Zellfäden sind[2]), welche also denen der Lebermoose morphologisch nicht gleichwertig sind; sie sind unterirdische Vorkeimachsen, nicht Anhangsgebilde des Vorkeims.

Die Entwicklung, welche dieser erreicht, ist bei den verschiedenen Formen eine verschiedene, wie dies ja auch bei den Lebermoosen hervorzu-

[1]) Thatsächlich ist auch eine hierhergehörige Form unter dem Namen „Kurzia crenacanthoïdea" als Alge beschrieben worden. (Vgl. Goebel, Kurzia crenacanthoidea, Morph. u. biolog. Studien. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg IX.)

[2]) Unter den Lebermoosen nähert sich, wie ich nachgewiesen habe, nur Protocephalozia ephemeroïdes den Laubmoosen in dieser Beziehung (vgl. p. 333).

heben war. Einen sehr einfachen Fall bietet z. B. Physcomitrium pyriforme[1]). Die keimende Spore wächst hier zu einem durch Querwände gegliederten chlorophyllhaltigen Zellfaden aus, der sich verzweigt. Aufserdem entstehen Rhizoïden, welche dünner sind als die am Lichte befindlichen Protonemafäden, aber wie diese mit rechtwinklig gestellten Querwänden versehen sind. Die Zellteilung findet in allen Achsen des Vorkeims in der Regel nur in den End-, nicht in den Gliederzellen statt. Die verschiedene Ausbildung der Vorkeimachsen ist offenbar bedingt durch ihre verschiedene physiologische Funktion. Auch bei massiger entwickeltem Vorkeim finden wir zunächst eine solche wenig stark ausgeprägte Verschiedenheit zwischen unterirdischen und oberirdischen Achsen. Erstere (wenigstens die stärkeren) sind dann

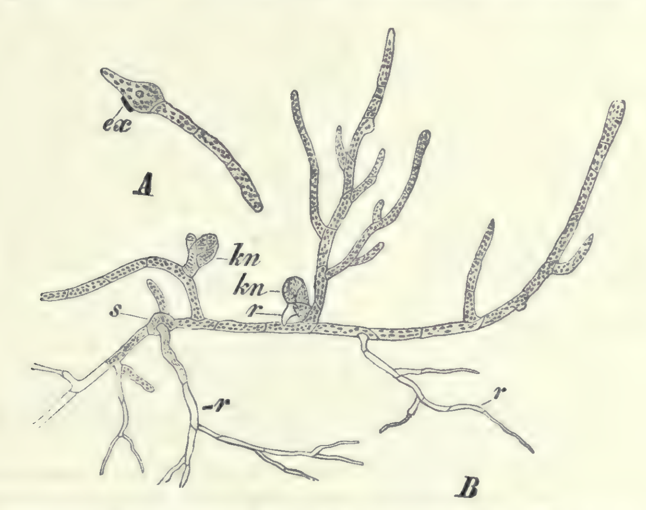


Fig. 228. Keimung von Funaria hygrometrica (nach MÜLLER-Thurgau). *ex* Exospor; *s* Spore; *k* Moosknospe; *r* Rhizoïden. (Lehrb.)

meist mit gebräunten Aufsenwänden und schief zur Längsachse gestellten Querwänden versehen. Eben solche Rhizoïden haben auch die beblätterten Moospflanzen, sie sind aber hier noch reicher verzweigt, und zwischen den einzelnen Verzweigungen tritt eine Arbeitsteilung ein: die letzten dünnen Auszweigungen können ihrer Funktion nach mit den Wurzelfasern höherer Pflanzen verglichen worden; sie umwachsen die Endpartikelchen, die dickeren Äste werden einerseits als Haftorgane, andererseits der Stoffleitung dienen.

Die Schiefstellung der Wände in den Rhizoïden ist nun ohne Zweifel eine sehr merkwürdige Thatsache, die in biologischer wie in morphologischer Beziehung eine Erörterung fordert. Zunächst ist hervorzuheben, dafs wir dafür ein anderes Beispiel haben. In den Rhizoïden der Charen sind die Wände gleichfalls nicht einfache Querwände, sondern sie sind sohlenförmig gebogen, setzen sich aber den Aufsenwänden rechtwinklig an. Dasselbe soll nun, wie ERRERA[2]) zuerst

---

[1]) Vgl. GOEBEL, Über die Jugendzustände usw. Flora 1889.
[2]) Biol. Centralblatt Febr. 1888 p. 729.

kurz hervorgehoben, DE WILDEMAN[1]) weiter ausgeführt hat, auch bei den Moosen der Fall sein. Die Wände setzen sich auch hier ursprünglich der Aufsenwand des Fadens rechtwinklig an, sie haben aber eine doppelte Krümmung, sie werden also nicht etwa als ebene Platten angelegt und dann verschoben, vielmehr von Anfang an mit der doppelten Krümmung; wenn sie später schief sich anzusetzen scheinen, beruht dies auf nachträglichen Vorgängen.

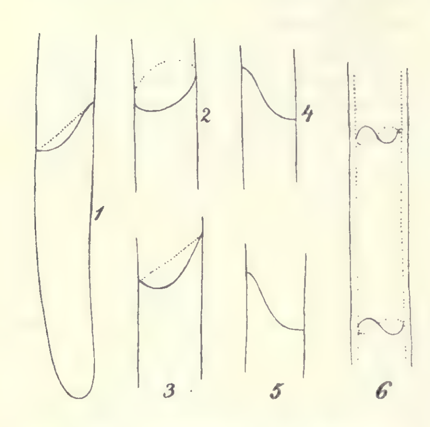


Fig. 229. Anordnung der Wände in den Protonemafäden. *1—5* Aufeinanderfolgende Wände in dem Rhizoïd eines unbestimmten Laubmooses; *6* in einem Protonemafaden von Ephemeropsis tjibodensis. Stark vergr.

Ich habe bei Untersuchung der Teilungsvorgänge mich nicht davon überzeugen können, dafs der Ansatz der neu entstehenden Wand stets rechtwinklig zur Aufsenwand erfolgt. Sicher ist, dafs die Wand von vornherein schief zur Längsachse angelegt wird, und an einer Seite nahm ich auch oft deutlich rechtwinkligen Ansatz wahr, aber von einem durchgehends rechtwinkligen Ansetzen der neu entstandenen Wand habe ich mich, wie erwähnt, nicht überzeugen können. Übrigens kommt es, wie das Beispiel von Ephemeropsis zeigt (Fig. 229, *6*), (wo die Wand meist ihre rechtwinklige Ansetzung beibehält, aber eine doppelte Krümmung aufweist), der Pflanze offenbar auf die Flächenentwicklung der Querwand mehr an als auf ihre Stellung. Dafs die letztere meist eine schiefe ist, ist also offenbar nur von sekundärer Bedeutung.

Es wird dadurch, wie verschiedene Autoren hervorgehoben haben[2]), die Fläche, mit der zwei aufeinander folgende Zellen sich berühren, vergröfsert, was einen rascheren Stoffaustausch gestattet; die dünnen Seitenäste letzter Ordnung sind häufig mit geraden Querwänden versehen, die aber auch in den Hauptachsen auftreten können, namentlich in den interkalaren Teilungen eintreten. In den oberirdischen Teilen kommen gelegentlich zwar auch „schiefe“, meist aber quergestellte Wände vor. Die teleologische „Erklärung“ der Schiefstellung giebt noch keine Auskunft darüber, unter welchen Bedingungen sie eintritt. Man kann unterirdische Rhizoïden dazu veranlassen, in chlorophyllhaltige, mit geradegestellten Wänden versehene Protonemafäden überzugehen. Aber es ist das nicht, wie man zunächst denken könnte, eine einfache Lichtwirkung. Dafs es sich um eine solche nicht handelt, geht daraus hervor, dafs in meinen Dunkelkulturen von Funaria, welche, mit Zucker ernährt, zu verhältnismäfsig beträchtlicher Gröfse heranwuchsen, die Querwände gerade blieben, nicht „schief“ wurden (vgl. Teil I Fig. 114 p. 200), und dafs am Lichte entwickelte Rhizoïden von Moospflänzchen „schiefe“ Wände besitzen (grüne, mit geraden Wänden versehene Fäden können an ihnen entstehen). Es ist zwar das Licht höchstwahrscheinlich eine Bedingung dafür, dafs ein Rhizoïd zu einem grünen Proto-

[1]) Études sur l'attache des cloisons cellulaires. (Extrait des mémoires couronnées et des savants etrangers publiés par l'Académie royale des sciences etc. de Belgique 1893.)
[2]) So HABERLANDT, physiol. Pflanzenanatomie 2. A. p. 196.

nemafaden wird, aber aufserdem wirken offenbar noch andere Faktoren, namentlich Korrelationsverhältnisse mit.

Die Schiefstellung der Wände in den Rhizoïden ist nun auch benutzt worden zu morphologischen Deutungen. SACHS hatte zuerst die Ansicht ausgesprochen, dafs das Protonema und die ihm gleichwertigen Rhizoïden der Bryineen eine sehr schmächtige Form des Moosstämmchens selbst darstellen. MÜLLER-Thurgau[1]) hat diese Auffassung dadurch zu stützen gesucht, dafs er angab, die Segmentierung in der Scheitelzelle eines Rhizoïds sei dieselbe wie in der eines Moosstämmchens, nur dafs die Hauptwände der aufeinander folgenden Segmente so weit voneinander entfernt seien, dafs sie einander nicht mehr schneiden. Diese Anschauung ist eine vollständig unhaltbare, wie ich schon vor Jahren (Muscineen, p. 385) erwähnt und in späteren Arbeiten weiter erwiesen habe. Da aber in einer neuen, mit mangelhafter Sach- und Litteraturkenntnis ausgeführten Kompilation[2]) die SACHS-MÜLLERsche Idee wieder vorgebracht wird, so seien noch einmal die Gründe zusammengefafst, die sie als unannehmbar erweisen.

1. Die von MÜLLER angegebene Regelmäfsigkeit in der Orientierung der schiefen Wände ist durchaus nicht immer vorhanden. Sie sind durchaus nicht immer abwechselnd nach drei Richtungen des Raumes geneigt, wie die der Stammscheitelzelle. So ist in Fig. 229 die dritte Wand parallel mit der ersten, die fünfte mit der vierten. Ohne eine regelmäfsige Anordnung der Wände nach drei Richtungen des Raumes fällt aber die Analogie mit der Scheitelzelle sofort weg.

2. Selbst wenn die von MÜLLER angegebene Regelmäfsigkeit vorhanden wäre, würden die Wände, die sohlenförmig gebogen sind — ganz anders beschaffen sein als die in einer Stammscheitelzelle.

3. Die Schiefstellung findet sich nur in den Rhizoïden, hier aber, wie wir sahen, nicht einmal allgemein. Die Rhizoïden aber sind nur ein Teil des Protonemas, auf den mit geraden Wänden versehenen pafst die Hypothese so wie so nicht, und bei Sphagnum sehen wir, wie ich früher hervorhob, deutlich ihre Unmöglichkeit.

4. Auf die Vorkeime der Lebermoose pafst sie nicht. Gewifs ist das Protonema eine einfachere Form des Vegetationskörpers, aber die Vereinfachung spricht sich eben darin aus, dafs die Zellteilungen anders vor sich gehen als später. Die Schiefstellung der Wände in den unterirdischen Protonemateilen ist lediglich eine durch die veränderten Anforderungen hervorgerufene Modifikation der Querstellung, die ebensowenig, wie etwa bei Chara, zu „morphologischen" Schlüssen berechtigt.

Die oberirdischen Teile des Protonemas erfahren vielfach eine Gliederung in Kurztriebe und Langtriebe. Sie sei geschildert an einer besonders instruktiven, leider nur unvollständig bekannten Form, die ich als Epiphyten auf Blättern (namentlich von Monokotylen) in Java antraf und als Ephemeropsis tjibodensis bezeichnet habe[3]). Sie zeigt deutlich, wie das Protonema sich bestimmten äufseren Bedingungen anpassen kann. Vor allem prägt sich das in den Symmetrieverhältnissen aus (vgl. Fig. 230). Das Protonema ist streng dorsiventral. Seine

---

[1]) Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose, in SACHS, Arbeiten a. d. botan. Institut zu Würzburg I p. 477.

[2]) C. MÜLLER Musci, in ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien 169. Lief.

[3]) Die systematische Stellung dieser Form ist natürlich nur durch Auffindung weiblicher Exemplare mit Sporogonien zu erkennen.

Hauptachsen kriechen auf der Blattoberfläche. Auf der Rückenseite trägt es zweizeilig verzweigte Äste begrenzten Wachstums, die in langen Borsten endigen, auf den Flanken verzweigte Haftorgane (vgl. Fig. 230, *H*), welche sich der Blattoberfläche dicht anschmiegen und gelegentlich zu Seitenzweigen auswachsen. Also nichts mehr von dem reich entwickelten System von Rhizoïden: an ihre Stelle sind die kurzen Haftorgane ge-

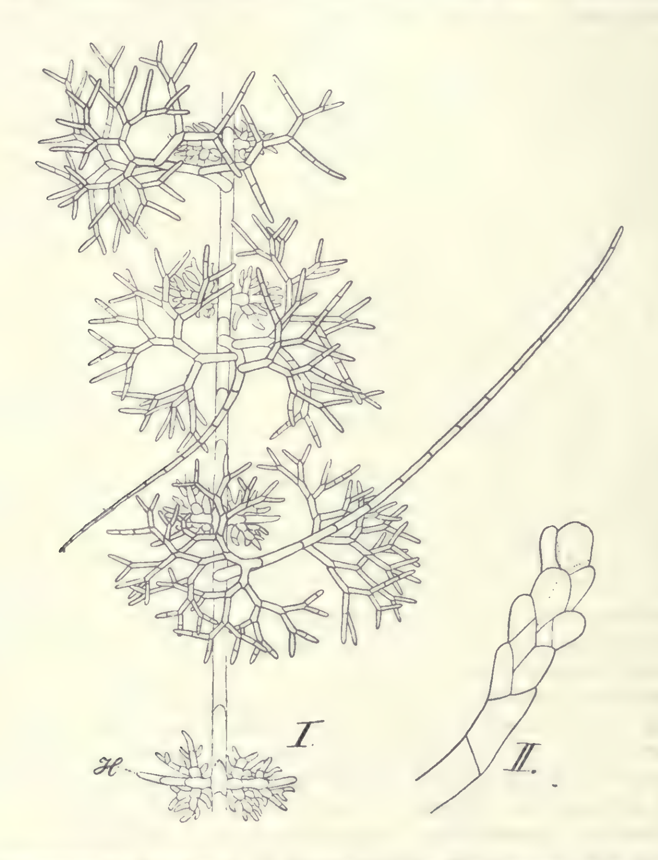


Fig. 230. Ephemeropsis tjibodensis. *I* Habitusbild des Protonemas, von oben gesehen. Seitlich vom Hauptfaden entspringen die Haftorgane (*H*), auf der Oberseite die assimilierenden, zweizeilig verzweigten Kurztriebe. *II* männliche Pflanze, welche abnormerweise eine Hemmung der Blattbildung zeigt.

treten, und die dorsalen Assimilationssprosse sind durch ihre Länge und Steifheit auch besonders geeignet, Wassertropfen festzuhalten und so die Ernährung dieses eigenartigen Protonemas zu ermöglichen. Auch die Brutknospen, welche das Protonema hervorbringen, sind, wie unten zu erwähnen sein wird, in vorzüglicher Weise dem Epiphytismus angepaſst.

Andere Anpassungserscheinungen finden sich bei einigen erdbewohnenden Formen. Zunächst seien die Polytrichaceen genannt. Hier finden sich (namentlich auch bei den Pflanzen selbst) Rhizoïdenstränge, welche Koch[2]) passend mit einem schlecht gedrehten Strick vergleicht. Die

[1]) H. Koch, Bryologische Beiträge, Linnaea 1842 p. 69 ff.

Seitenäste der Rhizoïden legen sich der (hier nicht braun gefärbten) Hauptachse an und umschlingen sie teilweise. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dafs hier etwas ganz Ähnliches vorliegt wie bei den Rhizoïdensträngen der Marchantieen, d. h. dafs hier auch eine „Dochtwirkung“ in Betracht kommt, womit übereinstimmt, dafs die meisten Polytrichaceen (eine Ausnahme bildet Atrichum) an verhältnismäfsig trockenen Standorten vorkommen; manche erreichen auch eine stattliche Gröfse, und die Rhizoïdenstränge werden ihnen mechanisch von Vorteil sein, aber das kann nur sekundär in Betracht kommen.

Schistostega osmundacea [1]) entwickelt teils gewöhnliches Fadenprotonema, teils Äste, die nicht aus gewöhnlichen cylindrischen Zellen bestehen, sondern stark gewölbte Linsen darstellen. Diese aus Linsenzellen bestehenden Äste breiten sich alle in einer Ebene aus, die rechtwinklig zum einfallenden Lichte steht. Die eigentümliche Gestalt der Protonemazellen steht in Beziehung zum Standort: Schistostega wächst meist in Felsklüften, die nur schwache, einseitige Beleuchtung erhalten. Die Linsenform der Zellen bewirkt, dafs die Lichtstrahlen auf die an dem einen Ende der Zellen liegenden Chlorophyllkörper konzentriert werden, die also auf diese Weise eine stärkere Lichtintensität sich verschaffen. Ein Teil der Lichtstrahlen wird, nachdem er durch die Chlorophyllkörper gegangen ist, reflektiert und bewirkt so das „Leuchten“ des Schistostega-Protonemas. Übrigens können nach meinen Wahrnehmungen die „Linsenzellen“ des Schistostega-Protonemas in gewöhnliche cylindrische übergehen; es ist aber nicht bekannt, an welche äufseren Bedingungen ihr Auftreten geknüpft ist.

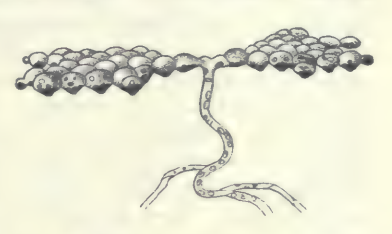


Fig. 231. Protonema von Schistostega osmundacea, 90 fach vergr. Nach Noll. (Lehrb.)

Bei den Buxbaumieen (Diphyscium, Buxbaumia) können die Protonemaäste (sowohl chlorophyllhaltige, als chlorophylllose) miteinander an den Berührungsstellen verwachsen. Es wird dadurch offenbar die Möglichkeit einer ausgiebigen Stoffwanderung nach den Orten des Verbrauchs (namentlich nach dem Entstehungsorte einer Moosknospe hin) geboten. Diphyscium [2]) hat an seinem Protonema eigenartige Assimilationsorgane, meist in Gestalt einer oben konkav vertieften Platte, welche auf einem (aus einem Zellkörper bestehenden) Stiele sitzt; schon das Ende des Keimfadens gestaltet sich gewöhnlich in ein solches Assimilationsorgan um. Von der Basis des letzteren gehen Rhizoïden aus. Die Anlage von Moosknospen sah ich meist nicht an der Basis der Assimilationsorgane entspringen, wie man zunächst erwarten würde, sondern auf dem Fadenprotonema, eine Erscheinung, die durch die oben erwähnte Eigentümlichkeit der Fadenverbindungen weniger auffallend erscheint. Schon bei Diphyscium kommt es vor, dafs die Fläche des Assimilationsorganes nicht rechtwinklig dem Stiel aufgesetzt ist, sondern in diesen übergeht. Solche flache, blattähnliche Assimilationsorgane finden sich

---

[1]) Vgl. namentlich Noll, Über das Leuchten der Schistostega osmundacea (Arb. a. d. bot. Institut in Würzburg, herausgeg. von Sachs, III. Bd. p. 477 ff.

[2]) Vgl. Berggren, Proembyrot hos Diphyscium och Oedipodium, Botaniska notiser 1893 p. 109; Goebel, Flora 1889 p. 9.

bei Tetraphis[1]), Oedipodium und Tetrodontium. Alle diese Moose wachsen an verhältnismäfsig sehr schattigen Standorten, die Assimilationsorgane werden ihnen also besonders zu statten kommen; da sie in den letzten Jahren oft beschrieben worden sind, so liegt kein Grund vor, hier näher auf sie einzugehen.

Auch das merkwürdige Verhalten von Andreaea[2]) steht, wie ich früher ausgeführt habe, zu den Standortsverhältnissen in innigster Beziehung. Hier entsteht bei der Keimung nicht wie sonst ein Zellfaden, sondern ein Zellkörper, ähnlich wie bei manchen Lebermoosen; wahrscheinlich ist dies als Schutz gegen Austrocknung zu betrachten. Diesem Zellkörper wachsen 1—3 peripherisch gelagerte Zellen zu Fäden aus, in denen sowohl zur Fadenachse rechtwinklige, als auch „schiefe" Wände auftreten, aufserdem aber auch Längswände. Wo das Protonema dem Gestein aufliegt, breitet es sich zu einer vielfach gelappten und mannigfach verzweigten Gewebeplatte aus, die offenbar ein ausgezeichneter Haftapparat für diese ausschliefslich gesteinbewohnenden Moose ist. Eine weitere Form, die der Andreaea-Vorkeim annehmen kann, ist die der „Vorkeimbäumchen", rundliche, orthotrope, radiär verzweigte Gebilde, die selten vereinzelt wachsen, meist sich miteinander verschlingen. Ihre Aufsenfläche ist, dem trocknen Standort entsprechend, mit einer dicken Cuticula bekleidet, offenbar sind sie gegen Austrocknung widerstandsfähig. Auch blattartige Gebilde, wie die Assimilationsorgane des Petraphis-Vorkeims, finden sich an dem von Andreaea, der zu den höchst entwickelten der Moose gehört; die Abhängigkeit seiner Gestaltung von äufseren Faktoren bedarf näherer Untersuchung.

Bekannt, aber bis in die letztere Zeit meist unrichtig beschrieben sind die Vorkeimbildungen bei Sphagnum. Hofmeister[3]) fand zuerst, dafs statt eines verzweigten Fadenvorkeims hier eine krause, einigermafsen einem Anthoceros gleichende Zellfläche vorhanden ist; Schimper[4]) glaubte dann gefunden zu haben, dafs bei im Wasser keimenden Sporen der Vorkeim sich fadenförmig ausbilde. Wie ich schon 1882 vermutet und 1889[5]) gezeigt habe, von den späteren Autoren aber übersehen worden ist, beruht die Schimpersche Angabe offenbar auf einem Irrtum. Man kann zwar durch schwache Beleuchtung etc. den Eintritt der Flächenbildung hinausschieben, aber bei normalen Verhältnissen entsteht diese bei Keimung im Wasser ganz ebenso wie bei der auf dem Lande. Es liefs sich ferner zeigen, dafs die Flächenvorkeime nichts anderes sind als verbreiterte Zellfäden. Bei der Keimung entsteht eine Hauptachse, die nach kurzer Zeit in die Bildung einer Zellfläche übergeht. Die Zellenanordnung ist eine wechselnde; bei schmächtigen Vorkeimen findet man nicht selten eine „zweischneidige Scheitelzelle", bei kräftig ernährten meist Randzellen, Wachstumsdifferenzen, die hier offenbar ganz nebensächlich sind. Bei dem in Fig. 232 *A* abgebildeten Falle ist die Flächenbildung in der zweiten, bei Fig. 232 *B* in der dritten Zelle des

---

[1]) Vgl. auch I p. 214, wo die Beobachtung am Correns betreffs der bei geminderter Beleuchtung auftretenden „Protonemabäumchen" angeführt ist.

[2]) Untersucht von Berggren (Studier öfver mossornas byggnad I. Andreaeaceae, Lund 1868) und Kühn (Studien zur Entwickl. der Andreaeaceen. In Schenk und Lürssen, Mitth. a. d. Ges. Geb. der Botanik I, 1870).

[3]) Hofmeister, Zur Morphologie der Moose. Ber. der Königl. Sächsischen Gesellsch. der Wissensch., math. physik. Anst. 1854.

[4]) Schimper, Histoire natur. des Sphaignes. (Mém. prés. par div. savants à l'Académie des sciences T. XV 1858.)

[5]) Flora 1889 p. 11.

Keimfadens eingetreten, sowohl an dem kurzen Keimfaden, als aus der Zellfläche treten fadenförmige Auszweigungen auf, welche durch „schief“ gestellte Querwände gegliedert die Rhizoïden darstellen. Die Thatsache, dafs die flächenförmigen Vorkeime abzuleiten sind von fadenförmigen, wird nun namentlich auch dadurch erwiesen, dafs die Rhizoïden an ihrem Ende wieder in Zellflächen übergehen können[1]). Die äufseren Faktoren, welche dabei in Betracht kommen, sind nicht bekannt, vermutlich ist Licht dazu erforderlich und entweder eine Hemmung im Wachstum der Hauptzellfläche oder sonst besonders günstige Umstände[2]). Für uns genügt es, dafs die eben angeführte Thatsache dazu beiträgt, zu zeigen, dafs alle Vorkeime der Laubmoose sich zurückführen lassen auf die Fadenform. Von Interesse ist bei Sphagnum noch, dafs gelegentlich Vorkeime angetroffen werden, die den Assimilationsorganen der Diphysciumvorkeime gleichen.

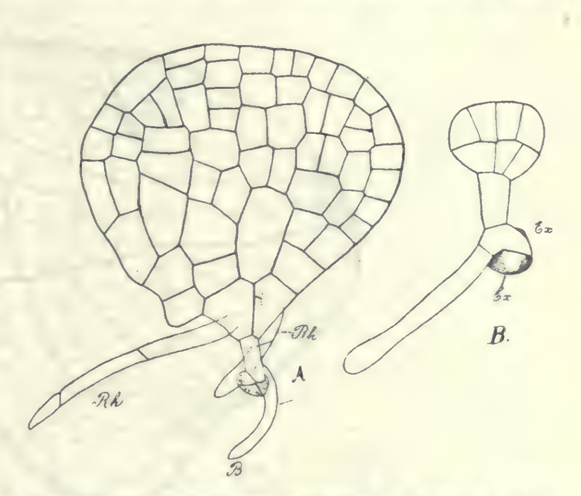


Fig. 232. *A* Sphagnum acutifolium, 5 Wochen altes Protonema; *Rh* Rhizoïden. *B* Sph. cuspidatum, jüngeres Protonema; *Ex* Exospor.

Merkwürdige Verhältnisse beobachtete ich bei Eucamptodon Hampeanum und Dicnemon semicryptum[3]), zwei miteinander verwandten Gattungen, deren Sporenentwicklung von der der übrigen Laubmoose so sehr abweicht, dafs Montagne[4]) glaubte, bei Eucamptodon seien keine Sporen in den Sporogonien vorhanden, sondern Brutknospen, ähnlich wie bei einer Marchantia.

Entnimmt man einem ungeöffneten Sporogon von Eucamptodon Hampeanum Sporen, so sieht man, dafs hier keine einfachen Zellen vorliegen, sondern Zellflächen oder Zellkörper (Fig. 233, *II*—*V*) von flacher Gestalt und langgestrecktem, unregelmäfsigem Umrifs, von dem besser als eine Beschreibung die in Fig. 233 abgebildeten Fälle eine Vorstellung geben. Manche sind Zellflächen, in anderen sind Teilungen parallel oder schief zur Fläche aufgetreten, selten traf ich mehr als zwei Zellschichten an.

Viel gröfsere Zellkörper von mehr rundlichem Umrifs hat Dicnemon semicryptum. Entnimmt man einem noch ungeöffneten Sporogonium

---

[1]) Vgl. meine Angaben Flora 1889 p. 12.

[2]) Auf die Regenerationserscheinungen der Sphagnumvorkeime und andere nebensächliche Punkte möchte ich hier nicht eingehen.

[3]) Das Material dieser zwei seltenen Moose verdanke ich der Güte des Herrn Prof. Dr. C. Müller-Halle.

[4]) Er untersuchte Eucamptodon perichaetialis (Ann. du sciences nat. 1845 IV p. 120). Wenn er meint: „on ne pourra jamais regarder ces organes comme de vraies spores“, so ist dagegen zu bemerken, dafs es sich eben um im Sporogon gekeimte Sporen handelt. Die Montagnesche Art wächst im südlichen Chile, also wahrscheinlich auch in einem sehr feuchten Klima.

Sporen, so erscheinen diese als mit blofsem Auge ganz gut sichtbare, also für Moossporen riesige grünliche Körper, die auf einer Seite flach, auf der anderen meist flach-dreispitzartig sind. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich auch hier, dafs die „Sporen“ nicht wie sonst einzellig, sondern vielmehr Zellkörper sind (Fig. 233, *I*). Es findet hier also, ähnlich wie bei den Lebermoosen Pellia und Fegatella, eine Keimung der Sporen i n n e r h a l b der Sporogonien statt; es entstehen Zellkörper, die aber bei Dicnemon semicryptum aus viel mehr Zellen be-

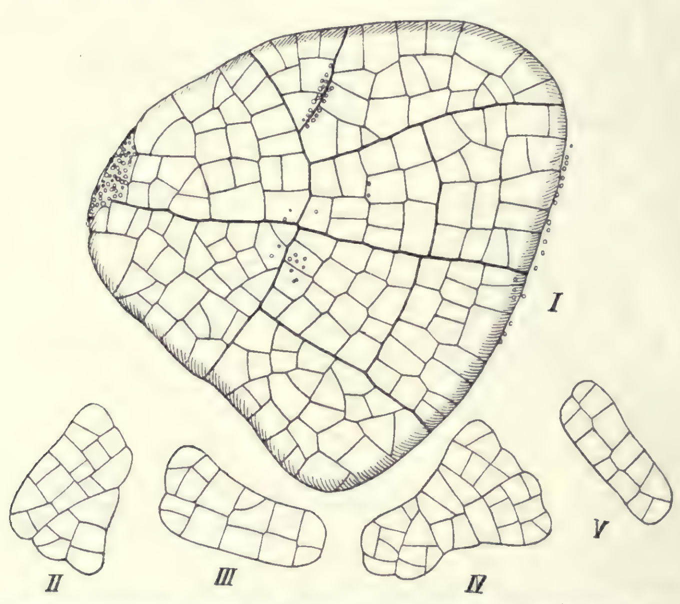


Fig. 233. Gekeimte Sporen aus noch ungeöffneten Sporogonien entnommen; *I* von Dicnemon semicryptum C. Müll.; *II*—*V* von Eucamptodon Hampeanus.

stehen als bei den genannten Lebermoosen und sich von den Vorkeimen dieser auch durch ihre abgeflachte Gestalt unterscheiden. Die kleinen braunen Kügelchen, die man an verschiedenen Stellen des Zellkörpers sehen kann, sind wahrscheinlich Reste des stark gedehnten Exospors, das man auch bei Eucamptodon in Resten aufsen noch wahrnimmt. Eine Anzahl von Zellwänden, die durch ihre Färbung besonders deutlich hervortreten, sind offenbar die zuerst entstandenen. Wie die Weiterentwicklung vor sich geht, vermag ich, da ich nur totes Material untersuchen konnte, nicht zu sagen; am wahrscheinlichsten ist es, dafs sich aus den gekeimten Sporen ein Fadenprotonema bildet, etwa wie aus dem Brutknospen von Tetraphis. Der Standort der Pflanze (an der Südseite der südlichen Hauptinsel von Neuseeland) bestätigt mich in der schon früher von mir vertretenen Ansicht, dafs das „Lebendiggebären“ bei den Moosen eine Folge feuchten Standortes sei. Das Auftreten dieser eigentümlichen Keimungsweise mitten unter den Laubmoosen, deren Sporen sonst nur ein Fadenprotonema bilden, spricht, wie mir scheint, aufs neue dafür, dafs wir auch in den anderen Abweichungen von der letzteren Keimungsform nur spätere Abänderungen des primitiven Fadenprotonemas zu sehen haben.

Viele Moosvorkeime besitzen besondere, als Brutknospen zu bezeichnende Vermehrungsorgane. Hier sei nur darauf hingewiesen, in wie mannigfaltiger Gestalt diese auftreten können. Den einfachsten Fall finden wir da, wo der Vorkeim unter ungünstigen Bedingungen das Vermögen besitzt, in einzelne Zellen zu zerfallen. Dabei bilden sich, wie sich[1]) bei Funaria hygrometrica und Bryum pseudo-triquetrum (?)

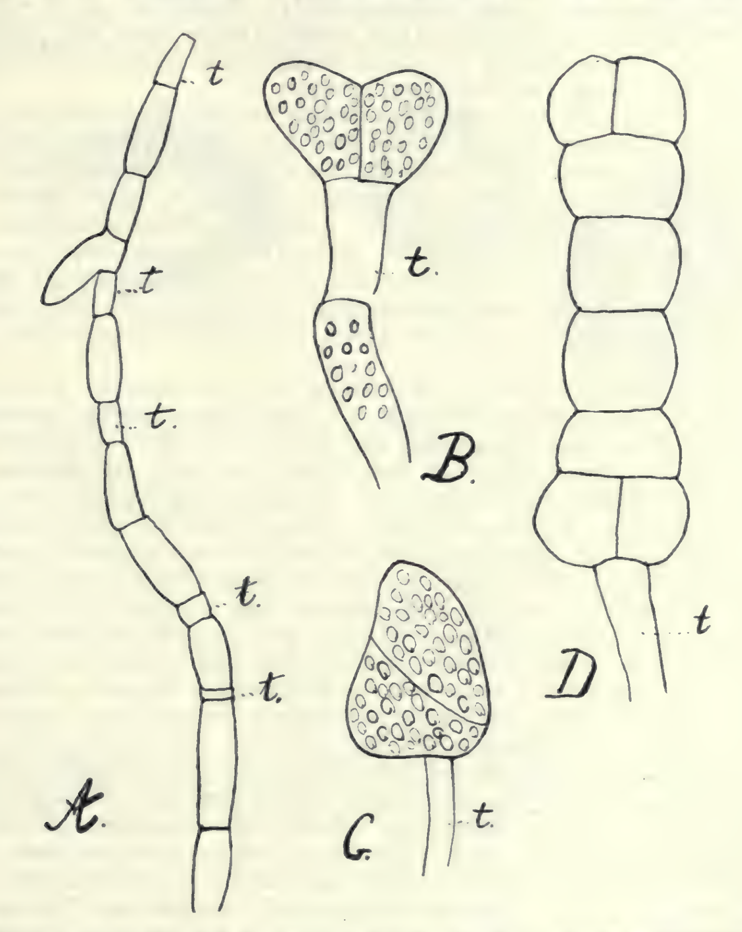


Fig. 234. Funaria hygrometrica. Protonemafäden, welche in farblose Trennungszellen (*t*) und chlorophyllhaltige Brutzellen (letztere können zu Zellkörpern werden) zerfallen. Vergr.

zeigte, Trennungszellen (Fig. 234); es werden durch interkalare Teilungen Zellen abgeschnitten, die farblosen Inhalt haben, und deren Wand an einer Stelle verquillt. Die chlorophyllhaltigen Teilstücke können dann zu neuen Protonemen auswachsen. Diese Trennung des Protonemas in einzelne Stücke (zuweilen werden dieselben auch zu Zellkörpern) ist

[1]) Goebel, Über die Jugendzustände der Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitz.-Ber. der Königl. Bayer. Akad. der Wissensch., math.-physikal. Klasse 1896. — Trennungszellen finden sich auch bei den Brutknospen des Protonemas von Schistostega (Noll, a. a. O. p. 487) und in andern Fällen.

offenbar die primitivste Form der Brutknospenbildung; sie tritt namentlich dann ein, wenn die äufseren Verhältnisse für das vegetative Wachstum ungünstige geworden sind. Bei Schistostega lösen sich die (aus einer Zellreihe bestehenden) Enden von Fäden in ganz ähnlicher Weise durch eine Trennungszelle ab; hier sind aber die Brutknospen schon mehr als solche specialisiert. Merkwürdig ist die Ankerbildung an der Basis der Brutknospen von Ephemeropsis[1]); durch die von der eigentlichen Brutknospe abstehenden Arme dieses Ankers kann sich die Brutknospe nach ihrer Ablösung auf einem Blatte, wenn dasselbe eine einigermafsen rauhe Oberfläche bietet, festsetzen.

Die Protonemen vieler anderer Moose besitzen Brutknospen in Gestalt von Zellkörpern, die meist auf eine Ruheperiode eingerichtet sind, wie schon ihre derbe, sehr häufig braun gefärbte Aufsenwand zeigt. Auf diese Bildungen hier näher einzugehen, würde zu weit führen. In manchen, aber nicht in allen Fällen mögen sie Hemmungsstadien von Moosknospen darstellen. Auch ist näher zu untersuchen, ob sie nicht manchmal die Rolle von Reservestoffbehältern des Protonemas spielen, so dafs also nicht alle diese Brutknospen sich weiter entwickeln würden (vgl. das später über die Knollen des Farnkrautes Nephrolepis Anzuführende).

Die Bedeutung der Protonemabildung für das Leben der Moospflanze liegt offenbar in doppelter Richtung: einmal gestattet die Protonemabildung, dafs aus einer Moosspore eine gröfsere Anzahl von Moospflanzen hervorgehen, sodann erlaubt sie eine Vegetation unter Bedingungen, die für die Ausbildung der beblätterten Moospflanze nicht hinreichen (vgl. z. B. betreffs des Lichtes I p. 207). Das Verhältnis des Protonemas zur Moospflanze ist, wie schon oben betont, ein verschiedenes, ganz ähnlich wie bei den Lebermoosen: bei den meisten ist jenes rasch vorübergehende Jugendform, bei einigen dagegen der eigentliche Vegetationskörper, während die „beblätterte“ Pflanze nur Trägerin der Sexualorgane ist. Der am weitesten gehende Fall in dieser Beziehung findet sich bei Buxbaumia, einem auch sonst sehr merkwürdigen Moose[2]). Die männlichen Pflanzen sind hier äufserst einfach gebaut, sie stellen die einfachste Form der Moospflanze dar, welche wir kennen (Fig. 235). Am Ende eines Protonemaastes befindet sich ein langgestieltes Antheridium. Dieses ist umgeben von einer muschelförmigen, chlorophylllosen Hülle — dem einzigen „Blatt“ der Pflanze. Diese äufserst kleinen, mit blofsem Auge nicht sichtbaren männlichen Pflänzchen haben meist keine Rhizoïden (gelegentlich treten solche an der Hülle auf, Fig. 235, *1 H*) und werden also von dem chlorophyllhaltigen Protonema ernährt. Es kommt hier also nicht einmal zur Bildung eines eigentlichen Stämmchens, dasselbe wird ersetzt durch einen nur wenig veränderten Protonemaast (betr. der Einzelheiten vgl. a. O.). Die weiblichen Pflanzen von Buxbaumia sind insofern höher organisiert als die männlichen, als sie ein aus einem Zellkörper bestehendes Stämmchen besitzen, an dessen Spitze ein Archegonium sich befindet. Eine Anzahl chlorophyllloser Blätter dient hier als Hülle. Die höhere Entwicklung der weiblichen Pflanze ist biologisch leicht verständlich, weil sie für das Sporogon später zu

[1]) Vgl. die Beschreibung und Abbildung in Ann. du jardin botanique de Buitenzorg Vol. VII (Goebel, Morphol. u. biol. Studien).

[2]) Vgl. Goebel, Archegoniatenstudien 1, die einfachste Form der Moose. Flora, Ergänzungsband z. Jahrg. 1892 (76. Bd.) p. 92 ff.

sorgen hat — wir werden dieselbe Verschiedenheit zwischen den Trägern der männlichen und der weiblichen Sexualorgane auch bei Farnprothallien antreffen.

Es fragt sich nun, inwieweit die einfache Gestaltung der Buxbaumiapflänzchen eine primitive oder eine auf Rückbildung beruhende ist. In Betracht kommt in erster Linie, ob auch noch andere Charaktere vorhanden sind, die als primitive bezeichnet werden können. Dies ist der Fall. Erstens haben die Blätter der Buxbaumiapflanzen eine andere Zellenanordnung als die aller andern bekannten Laubmoose (mit Ausnahme

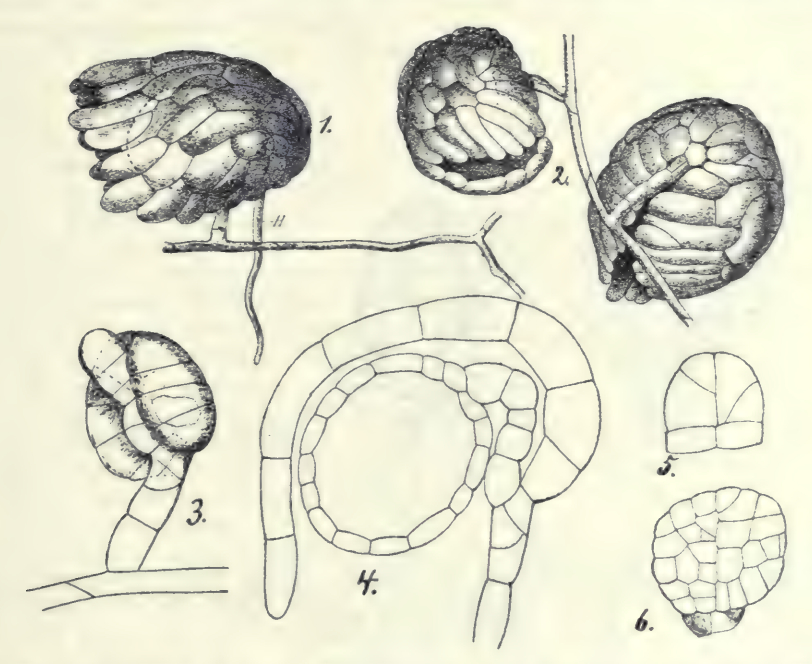


Fig. 235. Buxbaumia indusiata. Protonemafaden mit ansitzender männlicher Pflanze. *H* Ein Rhizoïd (220/1); *2* desgl. mit zwei männlichen Pflanzen, eine von hinten, eine von vorne gesehen; *3* (stärker vergr. als *1* u. *2*) junge männliche Pflanze. *4* Halbschematischer Längsschnitt einer männl. Pflanze. *5* u. *6* Blattzellnetze junger Blätter.

von Andreaea-Arten). Jene zeigen bei der Blattentwicklung eine „zweischneidige Scheitelzelle", Buxbaumia dagegen zeigt, wie a. a. O. nachgewiesen ist, keine Scheitelzelle in den Blättern, sondern eine Zellenanordnung, die mehr mit der der Lebermoosblätter übereinstimmt [1]) (Fig. 235, *5*, *6*). Ein primitiver Charakter der Blätter spricht sich auch darin aus, daſs sie zahlreiche Rhizoïden entwickeln, was sonst an Laubmoosblättern nicht vorkommt. Ferner zeigt der Bau des Sporogons, namentlich die Einrichtung desselben, welche zum Abwerfen des Deckels

---

[1]) Ich möchte nicht verfehlen, hier anzuführen, was der scharfsinnige Entdecker der Buxbaumiablätter im Jahre 1819 über dieselben gesagt hat (vgl. Robert Brown, miscellaneous botanical works Vol. II p. 351): „I have lately ascertained, however, that Buxbaumia aphylla is always furnished with perfect leaves, which more nearly resemble, both in texture and division, those of a Jungermannia than of any species of moss properly so called...."

führt, eine primitive Struktur. Für die Annahme einer Rückbildung wurde angeführt, dafs Buxbaumia ein Saprophyt sei, und bei Saprophyten und Parasiten anderwärts Rückbildungen vorkommen. Dafs Buxbaumia saprophytisch lebe, ist erschlossen aus den Standorten (faules Holz, humusreicher Waldboden) und dem Chlorophyllmangel der Blätter. Es ist möglich, dafs der Saprophytismus hier in der That vorhanden ist, obwohl er bei andern Moosen, die sogar auf Tiercadavern leben, zu keinerlei Rückbildung geführt hat. Nachgewiesen ist eine saprophytische Lebensweise aber für Buxbaumia nicht, da sowohl das Protonema (in seinen

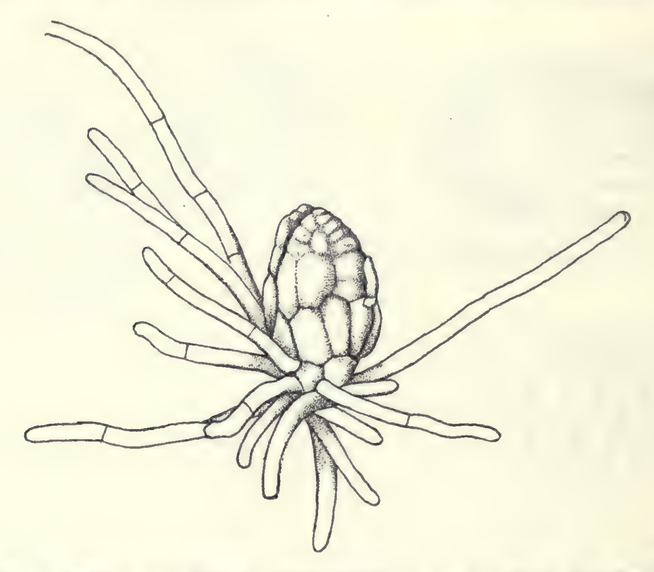


Fig. 236. Junge Pflanze von Funaria hygrometrica. An der Basis der Sprofsachse entspringen Protonemafäden, an dem nach oben gekehrten Blatte ist die zweischneidige Scheitelzelle erkennbar.

dem Lichte zugänglichen Teilen) als die Sporogone chlorophyllhaltig sind [1]), so ist eine Aufnahme organischer Substanz nicht unbedingt erforderlich. Aber selbst wenn Buxbaumia ein Saprophyt ist, so würde dies allenfalls verständlich machen den Chlorophyllmangel der Blätter und ihre geringe Zahl, nicht aber die andern oben angeführten Verhältnisse.

Ich kam deshalb zu dem Schlusse, dafs — wenn man überhaupt phylogenetische Hypothesen aufstellen will — Buxbaumia eine Form darstellt, die auf einer Stufe stehen geblieben ist, die andere Moose überschritten haben, also einen primitiven Charakter trägt. Wir könnten uns eine derartige Form entstanden denken aus einer Fadenalge, bei

[1]) Dies trifft auch zu für Splachnum. Ich säete Sporen von verschiedenen Splachnum-Arten (S. sphaericum, rubrum, luteum) auf frischen Rindermist aus und erhielt ganz normales grünes Protonema, an welchem auch Pflanzen, die später teilweise Sporogonien bildeten, entstanden. Dafs die mistbewohnenden Splachna aus dem Substrat organische Substanzen aufnehmen, ist ebenso wie bei den auf Tierleichen wachsenden Tetrapladon-Arten (T. Wormskjoldi auf Lemmingsleichen, vgl. Bryhn, biolog. Centralblatt 1897 p. 48 ff.; T. angustatus auf Exkrementen, toten Mäusen) wahrscheinlich. Aus rein morphologischen Betrachtungen (dem Verhalten der Rhizoïden) kann aber Saprophytismus nie erwiesen werden, und wir kennen bis jetzt kein Moos (wenn wir von Buxbaumia absehen), das infolge saprophytischer Lebensweise Rückbildung erfahren hätte.

welcher die Äste, welche Geschlechtsorgane tragen, sich etwas abweichend von den vegetativen entwickelt haben, namentlich dadurch, dafs die Sexualorgane Hüllen haben. Wird die Bildung der Sexualorgane in ein späteres Stadium verlegt, und werden die Hüllen rein vegetativ, so entstände dann ein beblättertes Moosstämmchen.

Wenig höher entwickelt als bei Buxbaumia sind die Moospflänzchen bei einigen kleinen Phascaceen, bei denen das Protonema offenbar perenniert, die Moospflanzen dagegen nur als Träger der Sexualorgane dienen. Immerhin entstehen sie hier aber von vornherein als Zellkörper, ausgerüstet mit der bei den Moosstämmchen fast allgemein vorkommenden „dreieckig-pyramidalen" Scheitelzelle, deren Segmente zur Blattbildung benutzt werden. Die Blätter bestehen bei den einfachsten Laubmoosen nur aus einer Zellschicht; sie können zwar, da sie chlorophyllhaltig sind, als Assimilationsorgane dienen, im wesentlichen sind sie aber zunächst doch nur Hüllen der Sexualorgane. Dabei ist von Interesse, dafs das erste „Blatt" von Ephemerum serratum (Fig. 237) zuweilen ein einfacher Protonemafaden ist, wie denn auch die Anlage einer Moosknospe wieder zum Auswachsen im Protonema bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium veranlafst werden kann[1]).



Fig. 237. Ephemerum serratum. Stück eines Protonemafadens mit zwei jungen Pflanzen (vergr.). In der Pflanze links schimmern drei Antheridien, in der rechts ein Archegonium durch; das erste Blatt dieser Pflanze (nach vorn gekehrt) ist eine einfache Zellreihe.

Der nächste Fortschritt ist der, dafs das Stämmchen erst später als bei Ephemerum zur Bildung der Geschlechtsorgane schreitet, aber insofern noch eine sehr einfache Gestaltung beibehält, als es unverzweigt bleibt. So ist es z. B. bei Schistostega. Die einzelnen Laubtriebe sind hier alle begrenzten Wachstums, sie waren nach der oben vorgetragenen Hypothese ursprünglich alle Träger der Sexualorgane, während jetzt nur ein verhältnismäfsig kleiner Teil diese hervorbringt, die andern aber vegetativ bleiben. Alle aber sind einer wirklichen Verzweigung unfähig[2]); neue Sprosse entstehen aus Protonemafäden, die sich am Grunde der alten bilden. Diese Protonemafäden bleiben sehr kurz und gehen an ihrer Spitze sofort zur Bildung einer Moosknospe über (Fig. 238), was damit zusammenhängt, dafs ihnen offenbar assimilierte Stoffe des alten Sprosses zufliefsen. Sie treten an der noch blattlosen unteren Region dieser alten Sprosse auf, und es erklärt sich aus ihrem Verhalten das gesellige Wachstum der Stämmchen. Denken wir uns den Protonemafaden, der zu einem Sprofs wird, noch mehr verkürzt, so wird der Anschein einer wirklichen Verzweigung noch mehr hervorgerufen werden. Einen interessanten Übergang in dieser Beziehung bieten die männlichen

---

[1]) Vgl. Goebel, Über die Jugendformen etc. Sitz.-Ber. der Kgl. Bayr. Ak. 1896.

[2]) Entgegengesetzte Angaben (wie z. B. die in der Bryologia europaea) beruhen offenbar auf ungenauer Beobachtung. Ich habe im Laufe der Jahre Hunderte von Schistostegapflanzen kultiviert und untersucht, eine verzweigte Pflanze aber ebensowenig gesehen als Leitgeb. (Das Wachstum von Schistostega. S.-A. aus den Mitteil. des naturw. Vereins Graz 1874.)

Äste von Fissidens bryoïdes[1]). Dieses Moos trägt in seiner Verzweigung noch einen primitiven Charakter, die Hauptsprosse schliefsen ab mit der Bildung von Archegonien; in den Blattachseln finden sich zahlreiche knospenförmige männliche Blüten; an Stelle derselben tritt in der untern Region ein Protonemafaden auf. Die Zelle, welche zum männlichen Ast wird, wölbt sich auch noch über die Sprofsoberfläche, als ob sie zu einem Protonemafaden auswachsen wollte, geht dann aber sofort, ohne dafs es zur Fadenbildung käme, zur Bildung einer Sprofsscheitelzelle über. Offenbar schliefst sich dieser Fall, wie schon oben bemerkt, nahe an den von Schistostega an und ist nur ein weiterer Fortschritt zu der gänzlichen Unterdrückung der Protonemabildung bei der Zweigentstehung. Jedenfalls konnten wir eine Reihe von Buxbaumia bis zum gewöhnlichen Typus der Moose aufstellen, und Analoges haben wir bei den Lebermoosen gesehen. Ob sie wirklich eine aufsteigende ist oder vielmehr eine absteigende, das, was wir als primitive Formen bezeichnet haben, also eine Rückbildung, ist zunächst nicht zu entscheiden, und es wäre überflüssig, darüber zu streiten. Die Hauptsache ist überhaupt, solche Reihen aufzustellen, die uns einen Zusammenhang ahnen lassen.

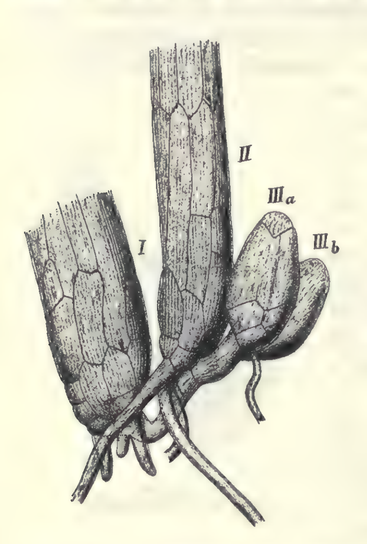


Fig. 238. Schistostega osmundacea. „Verzweigung" *I* der älteste Sprofs. *IIIa* und *IIIb* entspringen aus *II*.

Die Zellenanordnung, Blattbildung und Verzweigung der „typischen" Moosstämmchen wird in den Lehrbüchern hinreichend behandelt, und Neues ist in den letzten 20 Jahren nicht hinzugekommen. Es genügt deshalb, kurz die Hauptpunkte hervorzuheben.

Diese sind:

1) Bei allen Laubmoosstämmchen, die genauer untersucht sind, ist eine Scheitelzelle vorhanden. Aus jedem Segment derselben entsteht ein Blatt. Die Scheitelzelle ist meist dreiseitig-pyramidal (Fig. 239), bei Fissidens, Phyllogonium (und vielleicht noch anderen Moosen mit zweizeiliger Blattstellung) ist sie „zweischneidig"; wie Fissidens deutlich zeigt, ist dies aber ein abgeleitetes Verhalten.

2) Die Blattstellung wird bestimmt durch die Art und Weise der Scheitelzellsegmentierung, die SCHWENDENERsche mechanische Blattstellungstheorie findet also auf die Laubmoose keine Anwendung. Wo die Blattstellung abweicht von ein Drittel, geschieht dies, wie HOFMEISTER nachgewiesen hat, durch „Vorgreifen der Segmentwand in anodischer Richtung" (Fig. 239); es sieht dann aus, als wäre eine Torsion des Stämmchens eingetreten.

3) Die Verzweigung ist keine axilläre. Die Seitenzweige entspringen unterhalb des Blattes, mit dem gemeinsam sie aus einem Scheitelzellsegment hervorgehen.

4) Charakteristisch ist die Zellenanordnuug in den Blättern. Das Blatt wächst nämlich in der grofsen Mehrzahl der untersuchten Fälle mit einer

[1]) Vgl. LEITGEB, Zur Kenntnis des Wachstums von Fissidens. Sitz.-Ber. der K. Ak. d. Wissensch. in Wien LXIX. Bd.

„zweischneidigen“ Scheitelzelle (vgl. z. B. Fig. 26, rechts). Eine Ausnahme haben wir oben schon für Buxbaumia kennen gelernt. Es ist charakteristisch, dafs auch bei einer anderen, primitive Charaktere aufweisenden Gattung, bei Andreaea, Abweichungen vom gewöhnlichen Schema der Zellenanordnung vorkommen [1]). Einerseits finden sich hier Blätter, die die gewöhnliche Anordnung zeigen, andererseits solche, die zwar zuerst eine zweischneidige Scheitelzelle zeigen, dann aber zu einfacher Antiklinen- und Periklinenfächerung übergehen (A. petraphila), und endlich tritt bei A. rupestris diese von Anfang an auf.

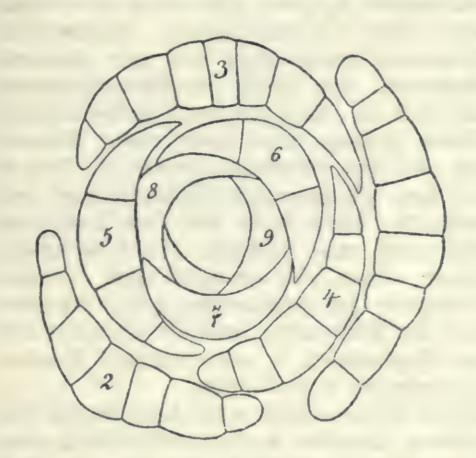


Fig. 239. Thuidium abietinum. Sprofsscheitel im Querschnitt der Knospe (nach Kienitz-Gerloff).

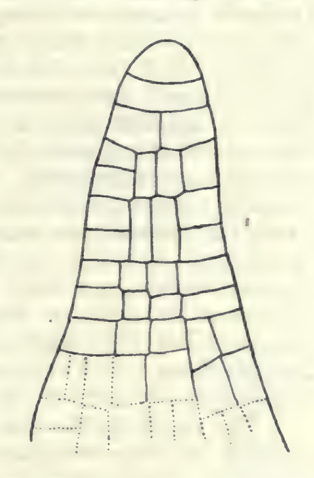


Fig. 240. Andreaea rupestris. Junges Blatt, stark vergr. Keine „zweischneidige“ Scheitelzelle.

Fig. 240 zeigt die Zellenanordnung in einem jungen Blatt dieser Pflanze. Die allerersten Entwicklungsstadien habe ich nicht untersucht und finde auch bei den genannten Autoren keine Angabe darüber; es wäre möglich, dafs zunächst eine schief geneigte Wand auftritt (also die erste Einleitung zur Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle), dann aber Querwände. Dies beobachtete ich bei den Primärblättern von Schistostega, die nicht selten aus einer Zellreihe bestehen, was, wie oben erwähnt, auch bei Ephemerum der Fall sein kann. Jedenfalls aber haben wir in den Blättern von A. rupestris Bildungen vor uns, die in ihrem Aufbau übereinstimmen mit den blattähnlichen Gebilden, wie sie auch am Protonema von Andreaea auftreten, und dieser Aufbau erscheint uns wie bei Buxbaumia als ein primitiverer als der bei den übrigen Laubmoosen. Wie schon oberhalb der Gattung Andreaea, namentlich bei der Bildung der breiteren Blätter, der Übergang zu der gewöhnlichen Zellenanordnung stattgefunden hat, so auch bei der mit Buxbaumia verwandten Gattung Diphyscium [2]).

Gehen wir zu der Gestaltung der Sprosse über, so werden wir als die einfachsten Laubmoose die bezeichnen, die nur mit Laubblättern versehene radiäre orthotrope Sprosse besitzen.

---

[1]) Vgl. Berggren a. a. O.; Kühn a. a. O.

[2]) Ein Schwanken zwischen den beiden Formen der Zellenanordnung (mit und ohne zweischneidige Scheitelzelle) finde ich auch bei den in eine Zellfläche endigenden „Paraphysen“ der männlichen Blüten verschiedener Polytrichum-Arten. Es soll unten gezeigt werden, dafs auch bei der Paraphyllienentwicklung ähnliche Differenzen sich finden.

In verschiedener Form wiederholt sich dann die Arbeitsteilung, die früher schon in allgemeinen Zügen geschildert wurde: namentlich das Auftreten von Sprossen begrenzten Wachstums. Bei den Seitensprossen ist die Begrenzung des Wachstums wohl meist durch Korrelation bedingt. Aber auch Hauptsprosse giebt es, welche dieselbe Erscheinung aufweisen, und hier scheint mir wie bei den Lebermoosen namentlich die Wasserversorgung als bedingende Ursache in Betracht zu kommen.

Soweit ich sehen kann, haben nämlich die polsterförmig wachsenden radiären Laubmoose unbegrenzt wachsende Sprosse, die unten absterben und oben weiter wachsen, während dies bei den isoliert wachsenden nicht der Fall ist. So bildet Climacium dendroïdes, wie der Speciesname besagt, bäumchenförmige Stämme, die ihren charakteristischen Habitus dadurch gewinnen, dafs sie erst in einer gewissen Höhe Zweige begrenzten Wachstums bilden. Diese Sprosse sind aber einer Weiterentwicklung dann fähig, wenn sie auf den feuchten Boden zu liegen kommen; ganz ähnlich ist es mit den plagiotropen Seitentrieben der radiären Sprosse von Mnium undulatum; wenn diese mit dem Boden in Berührung kommen, bewurzeln sie sich und wachsen als kriechende Sprosse weiter, um sich dann später, wenn sie erstarkt sind, wieder orthotrop zu erheben und Sexualorgane zu produzieren (vgl. die Angaben in Bryologia europaea). Auch die Thatsache, dafs die kriechenden Hauptachsen von Thuidium, vielen Hypneen u. a. unbegrenztes Wachstum haben, spricht für die oben dargelegte Anschauung.

Bei radiären Moosen, die gröfsere Dimensionen erreichen, finden wir vielfach an den oberirdischen Sprossen dieselbe Arbeitsteilung der Blätter, die auch bei vielen Samenpflanzen auftritt, nämlich die, dafs der Sprofs in seinem untern Teile mit Niederblättern besetzt ist, die nur als Schutzorgane, nicht oder nur nebensächlich für die Assimilation in Betracht kommen. Ein Bambussprofs bringt zunächst nur scheidenförmige Niederblätter hervor (die z. B. bei Dendrocalamus giganteus riesige Dimensionen erreichen), welche die Stammknospe schützen. Diese soll sich über den Grund erheben und dann erst assimilierende Seitensprosse erzeugen. Ganz ähnlich ist es mit dem schönen, in Fig. 241 abgebildeten Bryum giganteum. Bei Pterobryella longifrons finde ich die Sprosse zunächst bekleidet mit silberglänzenden, chlorophylllosen Niederblättern. Diese bestehen (mit Ausnahme des Basalteiles) aus langgestreckten, sklerenchymfaserähnlichen Zellen, deren Membranen fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind (Fig. 242, *3*) — gewifs eine merkwürdige Abweichung von dem zarten Bau, wie ihn sonst Moosblätter zu haben pflegen. Sie fallen später ab, der Sprofs produziert in seinem oberen Teil Laubblätter, er wird hier plagiotrop und zweizeilig verzweigt und gleicht nun einem mit einem derben Stiel versehenen Farnblatt. Hier hängt die Hervorbringung von Niederblättern mit dem Bestreben zusammen, sich über das Substrat zu erheben. In anderen Fällen sehen wir sie an im Substrat kriechenden Sprossen auftreten und hier offenbar bedingt durch den Lichtmangel. Wie ich schon früher für Mnium undulatum gezeigt habe[1]), handelt es sich bei diesen Niederblättern um Hemmungsbildungen von Laubblattanlagen. Diese bleiben hier auf einem ziemlich späten Entwicklungsstadium (nach Anlegung des Mittelnerven) stehen, die Zellen bleiben klein und gleichartig, während

---

[1]) Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitung 1880 p. 787.

am Laubblatt späterhin eine Arbeitsteilung zwischen den Randzellen und den inneren eintritt; bei der oben erwähnten Pterobryella haben wir aber schon eine tiefer greifende Umbildung kennen gelernt, eine Umbildung, die eben dadurch bedingt ist, dafs die Niederblätter hier an oberirdischen Sprossen auftreten. Blattlose Laubmoossprosse giebt es, soweit meine Erfahrung reicht, nicht, obwohl solche in den systematischen Werken z. B. für Ausläufer von Climacium dendroïdes beschrieben werden; diese haben aber Niederblätter, welche als Schutz der Stammknospe dienen. Auf die Übergänge zwischen Niederblättern und Laubblättern einzugehen, würde keinen Zweck haben; nachdem der genetische Zusammenhang beider nachgewiesen ist, versteht sich das Vorkommen von Mittelbildungen von selbst.

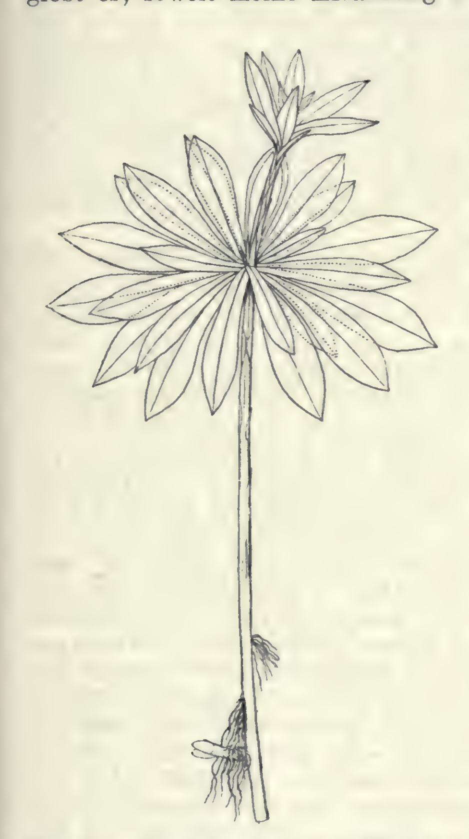


Fig. 241. Bryum giganteum. Habitusbild einer Pflanze, nat. Gr.

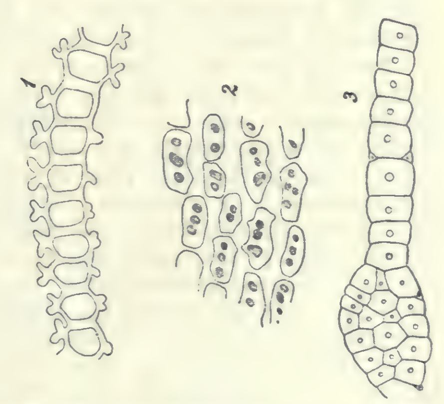


Fig. 242. *1* und *2* Hedwigia ciliata. *1* Stück eines Blattquerschnittes, *2* Stück einer Flächenansicht, die Höcker schraffiert. — *3* Pterobryella longifrons. Querschnitt durch eine Knospenschuppe. Vergr.

Alle die Moossprosse, welche Niederblätter tragen, gehen, wenn sie an das Licht kommen, wieder zur Laubblattbildung über, solche, die dauernd als Rhizomsprosse dienen (wie das bei manchen Lebermoosen vorkommt), sind nicht bekannt. Von Interesse ist auch das Verhalten von Fontinalis, einem Wassermoos, das am liebsten in stark fliefsenden Gewässern wächst. Hier ist die Basis der Sprosse dem Substrat durch zahlreiche Rhizoïden fest angeheftet, der obere Teil flutet. An dem untern angehefteten Teil bleiben die Blätter rudimentär. Wenn man Fontinalis in stehendem Wasser im Laboratorium kultiviert, bilden sich namentlich im Frühjahr zahlreiche, mit kleinen Rhizoïdenbüscheln und rudimentären Blättern besetzte, gekrümmte junge Sprosse — ein Zeichen dafür, dafs die Anpassung an den Standort hier schon eine erbliche geworden ist.

Die Blattgestaltung der radiären Moosstämmchen ist im übrigen eine sehr einförmige, die Anpassungen an äufsere Verhältnisse sprechen sich mehr in der anatomischen Struktur als in den äufseren Gestaltungsverhältnissen aus, worauf unten hinzuweisen sein wird. Hier sei deshalb nur erwähnt, dafs alle Moosblätter einfach und unverzweigt sind und ursprünglich einfache Zellplatten darstellen. Das bleiben sie auch bei den kleinsten Laubmoosen (z. B. Ephemerum, Nanomitrium u. a.), und bei den andern sind nur die Primärblätter so einfach, die späteren legen einen Mittelnerv an, der aber deutlich als eine durch Teilungen parallel der Oberfläche der ursprünglich einschichtigen Blattanlage entstandene nachträgliche Verdickung des mittleren Blattteiles erscheint. Es giebt übrigens auch Moosblätter mit mehr als einem Blattnerven. — Der höchste Grad äufserer Differenzierung ist der, welchen z. B. die Blätter von Polytrichum besitzen, an denen man deutlich einen Spreitenteil und einen Scheidenteil unterscheiden kann.

Trotz der einfachen Gestaltungsverhältnisse zeigen übrigens die Blätter der verschiedenen Formen vielfach Verschiedenheiten. Wir wissen aber in den meisten Fällen nicht, ob diese mit den Lebensverhältnissen in Zusammenhang stehen oder nicht. Zwar wird man geneigt sein, z. B. die kielförmigen Blätter der Fontinalis antipyretica, die in rasch strömendem Wasser wächst, mit dem leichteren Abgleiten des Wassers an derartig geformten Blättern in Verbindung zu bringen. Unbekannt ist aber, ob bezw. in welcher Weise es mit den Lebensverhältnissen zusammenhängt, dafs die Blattspitzen der sichelförmig gekrümmten Blätter bei einer Anzahl von Arten nach einer Seite hin gerichtet sind, und zwar nach WICHURA [1]) bei Hypnum uncinnatum, aduncum, revolvens, cupressiforme u. a. nach der Schattenseite, bei den Dicranaceen nach dem Lichte hin (D. scoparium und undulatum u. a.), wodurch also eine Art sekundärer Dorsiventralität zu stande kommt, da Licht- und Schattenseite verschieden gestaltet sind. Man könnte glauben, dafs dadurch das Festhalten von Wassertropfen begünstigt werde; da aber dieselbe Erscheinung sich auch bei wasserbewohnenden Moosen (Dichelyma falcatum u. a.) findet, so wird es besser sein, die Frage nach dem etwaigen Nutzen dieses Gestaltungsverhältnisses als eine durchaus offene (bisher überhaupt noch nicht aufgeworfene) zu bezeichnen [2]). Auf einige Anpassungserscheinungen in der Blattgestaltung, die zur Wasseraufnahme in Beziehung stehen, wird unten zurückzukommen sein, hier ist noch das Auftreten von „Hochblättern“ zu erwähnen. Diese finden sich als Hüllen der Sexualorgane, und sie weichen (ganz ebenso, wie es von den Perichätialblättern der Lebermoose hervorgehoben wurde) von den gewöhnlichen Laubblättern namentlich da ab, wo letztere bestimmte Anpassungen an äufsere Faktoren zeigen, die dann an den Hüllblättern nicht oder nur reduziert auftreten. So fehlt den Hüllblättern der Antheridien von Fiss. bryoïdes der für die Laubblätter charakteristische „Flügel“ (vgl. unten). Bei andern Arten ist er in reduziertem Zustand vorhanden.

Bei Polytrichum kommen die Hochblätter, welche die männlichen „Blüten“ umgeben, ganz auf dieselbe Weise zu stande, wie viele Hoch-

[1]) M. WICHURA, Beiträge zur Physiologie der Laubmoose. Jahrb. f. wissensch. Bot. II p. 194.

[2]) Dasselbe gilt für manche Lebermoose, z. B. Mastigobryum; ob dabei vielleicht in Betracht kommt, dafs die Blätter durch ihre Krümmung (die bei Mastigobryum stets nach der Unterseite des Sprosses hin erfolgt) in eine Art Profilstellung gebracht werden?

blätter bei den Samenpflanzen: der Scheidenteil des Blattes vergröfsert sich, während der Spreitenteil nur wenig entwickelt ist, er hat zudem einen grofsen häutigen Saum. Bedeutend verschieden von den vegetativen sind auch die Perichätialblätter von Diphyscium. Die vegetativen (Fig. 243, links) sind einfach zungenförmig, die Hüllblätter der weiblichen Blüten sind viel gröfser und breiter, sie endigen in eine lange Borste (wie wir sie bei den vegetativen Blättern vieler xerophiler Moose antreffen) und haben am Rande oben „Wimpern". Letztere sind Einrichtungen zum Wasserfesthalten (was bei der Befruchtung hier ebenso in Betracht kommt wie die ganz analogen Einrichtungen bei den Lebermoosen), die Borsten, wie wir sehen werden, wesentlich Schutzeinrichtungen gegen Austrocknen.

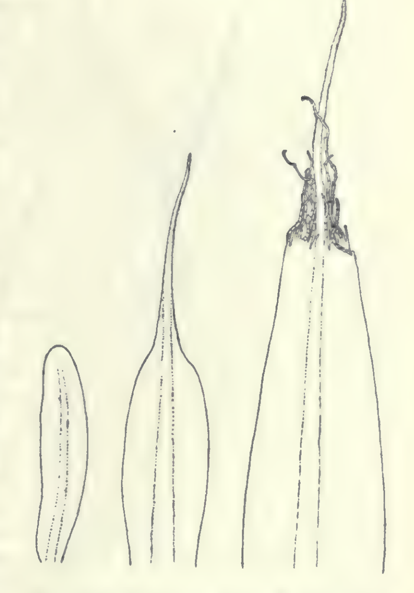


Fig. 243. Blätter von Diphyscium foliosum, 20fach vergr. Links ein Laubblatt, rechts zwei Blätter eines weiblichen Sprosses, das mittlere, tiefer stehend als das rechts, bildet den Übergang vom Laubblatt zum Hochblatt.

Aufser radiären Sprossen besitzen die Laubmoose, wie früher erwähnt (I, p. 54 ff. u. p. 86), auch bilaterale und dorsiventrale. Ich habe dort zu zeigen gesucht, dafs

1. diese bilateralen, resp. dorsiventralen Sprosse aus radiären hervorgegangen sind,

2. dafs es sich dabei handelt um eine in verschiedenem Grade auftretende Anpassung an äufsere Verhältnisse, speciell an schwache Beleuchtung.

Es genügt deshalb, hier nur kurz auf einige charakteristische Eigentümlichkeiten hinzuweisen.

A) **Bilaterale Sprosse.** Diese sind auf zwei einander gegenüberliegenden Seiten abgeflacht, und bei manchen ist die Stellung der Blätter aus der vielreihigen in die (scheinbar oder wirklich) zweizeilige übergegangen. Bei andern wird die erstere beibehalten und nur die Lage der Blätter verändert.

Dabei tritt dann nicht selten teils Anisophyllie, teils Asymmetrie der Blätter auf. Diese von der beschreibenden Bryologie meist fälschlich als „distich" bezeichnete Anordnung der Blätter läfst die Sprosse als flache Gebilde erscheinen, was in den meisten Fällen mit der Ausnützung schwachen, einseitig einfallenden Lichtes zusammenhängen dürfte. Übrigens ist nicht zu vergessen, dafs ein spärlich beblätterter Sprofs auch Wasser leichter wird festhalten können, wenn seine Blätter die pseudodistiche Lage annehmen, als wenn sie nach allen Seiten hin wie bei den radiär bleibenden Sprossen abstehen würden.

Einzelbeispiele:

1. Eriopus remotifolius C. Müll. (Fig. 244, *I*). Dieses in Java gesammelte Laubmoos[1]) war mir dadurch von Interesse, dafs die Blätter,

[1]) Ob es wirklich die Müller'sche Species oder eine dieser naheverwandte ist, lasse ich dahingestellt; ist ersteres der Fall, so ist das Habitusbild bei Dozy und Molkenboer (Bryologia javanica Tab. CLVIII) wenig gelungen.

welche auf der Oberseite und die, welche auf der Unterseite der Stämmchen stehen, kleiner, oft nur halb so grofs als die seitlichen sind; es kommen übrigens Gröfsendifferenzen zwischen den obern und untern Blättern vor; es nähert sich dieser Fall einigermafsen dem von Lycop. complanatum (I, pag. 8), wo auch die obern und untern Blätter kleiner als die seitlichen sind (die Blattstellung ist aber eine andere).

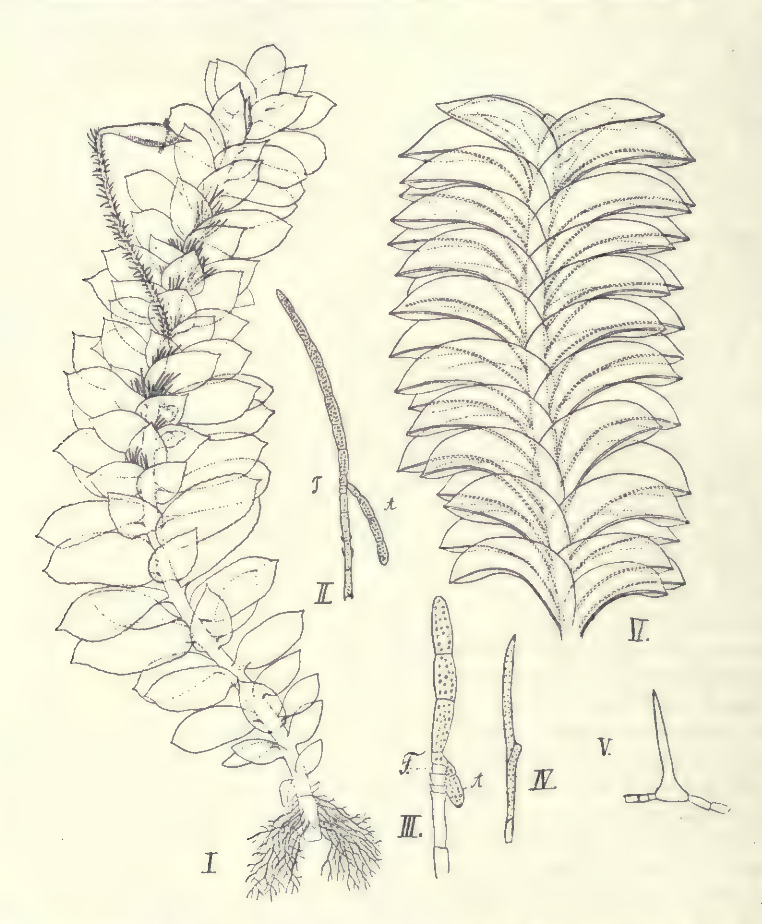


Fig. 244. *I—V* Eriopus remotifolius. *I* Habitusbild einer fruktifizierenden Pflanze, nicht ganz 4mal vergr. *II* und *III* Brutknospen, stark vergr.; *A* Auswuchs der Brutknospe, *T* Trennungszelle. *IV* Eines der „Haare" des Calyptra. *V* Eines der „Haare" der Seta. *VI* Drepanophyllum fulvum. Habitusbild, 12mal vergr.

2. Drepanophyllum (Fig. 244, *VI*). Diese Gattung ist merkwürdig durch die sichelförmigen, scheinbar zweizeilig stehenden Blätter von gänzlich asymmetrischem Bau. Wir haben früher schon gesehen, wie schräge Lage und asymmetrischer Bau bei Moosblättern zusammenhängen: Drepanophyllum ist ein besonders auffallendes Beispiel dafür.

---

[1]) Die gegenteiligen Angaben in der Litteratur sind wenigstens für das von mir untersuchte Drepanophyllum fulvum sicher unrichtig.

Die untere Hälfte des Blattes, welche an der Basis eingebogen ist, ist sehr viel schmäler als die obere. Die Einfügung der Blätter bleibt übrigens — soweit ich sie untersucht habe — eine quere, es biegt sich die Lamina aber bald in eine schräge Lage. Die biologische Bedeutung dieser Asymmetrie dürfte wohl dieselbe sein, wie sie früher (p. 103) für Begonia hervorgehoben wurde, auch das Zustandekommen, betreffs dessen wir derzeit freilich nur auf Hypothesen angewiesen sind.

3. Schistostega. Unter Verweisung auf p. 54 und p. 201, sowie Fig. 26 und 116 sei hier nur daran erinnert, dafs hier die laterale Ausbildung durch Verschiebung der Blätter aus der radiären Stellung erfolgt, aber nur bei den vegetativen Sprossen.

4. Fissidens. Sehr merkwürdig und früher vielfach unrichtig aufgefafst ist die Blattbildung bei den Fissidentaceen. Die Primärblätter stimmen mit der Gestaltung der übrigen Moosblätter überein und ebenso auch das junge Blatt in seinen ersten Entwicklungsstadien. Bald aber bildet sich auf der Unterseite des Blattnerven ein flügelförmiger Auswuchs, der später so grofs wird, dafs er scheinbar das eigentliche Blatt darstellt, während das letztere als Scheidenteil des Flügels erscheint. Dadurch wird die assimilierende Fläche bedeutend vergröfsert, es ist das Fissidensblatt eine merkwürdige Parallelbildung zu dem von Iris. Dafs die Stammscheitelzelle bei Fissidens zweischneidig ist, wurde oben schon erwähnt. Die im Boden verborgenen jungen Sprosse haben, wie HOFMEISTER zuerst nachwies, eine dreiseitige Scheitelzelle, erst später geht sie in eine zweischneidige über. Auch die am Stamm zweizeilig stehenden Äste zeigen zuerst eine „dreiseitig-pyramidale“ Scheitelzelle und dementsprechende Stellung der ersten Blätter, allmählich geht die Scheitelzelle in die Form einer zweischneidigen über, und die Blätter sind streng zweizeilig gestellt. Nur die Äste von Fissidens bryoïdes (vgl. oben p. 352) haben von Anfang an eine zweischneidige Scheitelzelle. — Wie früher erwähnt, ist dieser Übergang zu einer andern Scheitelzellform und anderer Blattstellung nicht durch Lichtmangel zu verhindern (wenigstens gelang es mir nicht), obwohl wir annehmen dürfen, dafs sie ursprünglich durch Lichtwirkung veranlafst war.

B) **Dorsiventrale Sprosse.** Die Dorsiventralität spricht sich, wie früher gezeigt wurde, namentlich aus in Anisophyllie, betreffs deren zahlreiche Abstufungen existieren (vgl. p. 86). Hypnum (Hylocomium) splendens, die Thuidium-Arten u. a. sind zwar nicht anisophyll, aber es macht sich in der Richtung der Endknospe und in der Querschnittform der Sprosse (vgl. Fig. 113) doch eine dorsiventrale Ausbildung geltend. Wie das in schattigen Wäldern lebende Hypnum splendens durch seinen eigenartigen Etagenbau sich immer wieder über den Detritus des Waldbodens erhebt und zugleich zur Humusablagerung beiträgt, wurde p. 56 schon geschildert.

Anhangsgebilde. Aufser den Blättern besitzen die meisten Laubmoose Gebilde in Gestalt von chlorophylllosen Zellreihen, die man wegen ihrer äufserlichen Ähnlichkeit mit manchen „Haaren“ höherer Pflanzen als Haare zu bezeichnen pflegt; wahrscheinlich hat man sie als umgebildete Protonemaäste zu betrachten. Sie sind nämlich homolog den „Paraphysen“, wie unten nachzuweisen sein wird, und diese in der Nähe der Sexualorgane stehende Protonemafäden begrenzten Wachstums, wie solche ursprünglich auch die Blätter waren. Sie stehen meist in den Blattachseln. Den einfachsten Laubmoosformen, wie Ephemerum, fehlen sie

noch, bei Schistostega auch an den sterilen Sprossen, während die Hüllblätter der Archegonien je eines in ihrer Achsel haben.

Die Funktion dieser „Haare" ist nur bei Funaria hygrometrica und Diphyscium bekannt, bei denen ich nachgewiesen habe, dafs die Haare Schleim absondern, und zwar bei Diphyscium in eigentümlicher Weise unter Sprengung der Cuticula der Haarzellen. Diese „Haare" stimmen also in ihrer Funktion mit den Schleimpapillen der Lebermoose überein; der Schleim dient zum Schutz der jugendlich zarten Teile im Vegetationspunkt. Ob diese Funktion allgemeiner verbreitet ist, bedarf weiterer Untersuchung. Vielleicht bilden die Haare auch sonstige Exkrete, oder sie sind hier bei der Wasseraufnahme beteiligt. Letzteres gilt jedenfalls für die später zu erwähnenden „Paraphyllien", die sich aber schon durch ihren Chlorophyllgehalt (und auch durch Stellung und sonstige Eigentümlichkeiten) von den erwähnten Haaren unterscheiden.

Ungeschlechtliche Vermehrung. Die Laubmoose sind noch reicher als die Lebermoose mit Mitteln ungeschlechtlicher Vermehrung ausgestattet. Fast aus jeder noch lebenden Zelle eines Laubmooses kann von einem abgetrennten Stück Protonema auswachsen, und viele bilden „Brutknospen" der verschiedensten Art. Es ist nicht meine Absicht, darauf näher einzugehen; eine Übersicht des Bekannten zusammen mit eigenen Untersuchungen hat CORRENS neuerdings gegeben [1]).

Hier sei nur erwähnt, inwieweit die ungeschlechtliche Vermehrung zu einer Veränderung in der Organbildung geführt hat, nicht bei allen Brutknospenformen ist übrigens die Homologie klar festgestellt. Wir haben hier zunächst zweierlei zu unterscheiden: Verwendung von Teilen der beblätterten Pflanze zur Brutknospenbildung oder von protonematischen Auswüchsen an derselben.

Als Vermehrungsorgane dienen:

1. Ganze Sprosse, die sich ablösen, entweder Endstücke von Haupt- und Seitensprossen (Campylopus flexuosus, Schimperi, etc.) oder ganze Seitensprosse, die bei Bryum argenteum, z. B. mit Reservestoffen versehen sind. Diese Sprosse wachsen unter Rhizoïdenbildung später weiter. Bei einigen Webera-Arten sind nach CORRENS an den Brutknospen die Blätter reduziert, und es findet z. B. bei Webera prolifera nicht mehr ein Weiterwachsen der Sprofsscheitelzelle, sondern nur noch Protonemabildung statt.

2. Blätter. Seit lange sind die merkwürdigen „Brutblätter" von Aulacomnium palustre bekannt, die auf besonderen, stark verlängerten Sprossen gebildet werden, sie sind mit Reservestoffen gefüllt [2]) und bilden bei der Keimung Protonema (betr. anderer Fälle namentlich auch die „Bruchblätter" cfr. CORRENS a. a. O.)

3. Modifizierte Protonemabildungen teils aus den Blättern, teils aus den Sprofsachsen entspringend. Diese unterscheiden sich also von der Art und Weise, wie das Protonema sich vermehrt, nicht wesentlich. Sie fallen teils als Fadenstücke, teils als Zellkörper ab. Es sei nur ein Beispiel erwähnt. Das in Fig. 244 abgebildete javanische Laubmoos Eriopus hat in den Achseln der Blätter zahlreiche, büschelig gestellte, braune, verzweigte Protonemafäden, die an ihrem Ende eigentümlich

---

[1]) C. CORRENS, Vorläufige Übersicht über die Vermehrungsweise der Laubmoose durch Brutorgane. Ber. der D. bot. Gesellsch. XV p. 375, 1897.

[2]) Es hat sich die Rippe auf Kosten der Lamina entwickelt, ähnlich wie bei den Blättern von Leucobryum.

zweischenklige Brutknospen bilden (Fig. 244, *II*), die sich auch durch ungefärbte Wände von den braunen Fäden unterscheiden, wahrscheinlich auch durch Chlorophyllgehalt (ich untersuchte in Java gesammeltes Alkoholmaterial). Die Brutknospe bildet das Ende eines der stengelbürtigen Protonemafäden. Dort, wo sie dem letzteren aufsitzt, wird eine kurze, absterbende Trennungszelle abgeschnitten, die später annähernd in der Mitte der Zellwand einen Rifs bekommt (der aber nicht etwa mechanisch hervorgebracht wird). Vorher aber bildet sich aus der Basalzelle ein Ast, der nach abwärts wächst. Wenn die Brutknospe abgefallen ist, wächst die darunter befindliche Zelle durch die Trennungszelle durch zu einer neuen Brutknospe aus, und dieser Prozefs kann sich öfters wiederholen, man sieht dann aufsen an den Zellen manschettenförmige Membranreste (Fig. 244, *III*), welche an die bei Oedogonium sich findenden erinnern.

Als Protonemabildungen, die sich zu Zellkörpern entwickelt haben, und die unter Unterdrückung der Blattbildung an Sprofsenden entstehen, betrachte ich auch die Brutkörper von Aulacomnium androgynum (die auf blattlosen, verlängerten Sprofsstücken stehen, den Pseudopodien der Sphagna und Andreaeen vergleichbar), und von Tetraphis pellucida. Sie sind bei Aul. androgynum keine Blätter, sie zeigen zu diesen weder Übergänge[1]) (wie dies bei Aulac. palustre der Fall ist), noch stimmen sie in ihrer Stellung mit Blättern überein. Bei Tetraphis stehen die Brutknospen in einer aus verbreiterten Blättern gebildeten, flach becherförmigen Hülle am Ende besonderer Sprosse. Diese haben eine gewisse Habitusähnlichkeit mit den männlichen Blüten mancher Moose, was mit andern, gleichfalls durchaus nicht stichhaltigen Gründen Schimper (Bryol. europaea, Vol. III) zu der Vermutung veranlafste, es handle sich bei den Brutknospenbechern um „Vergrünungen von männlichen Blüten". Ebenso unhaltbar ist Correns' Annahme, die Brutknospen von Tetraphis seien modifizierte „Paraphysen". Paraphysen werden wir bei Besprechung der Sexualorgane kennen lernen, sie kommen nur mit diesen zusammen vor. Brutknospen, ganz gleich den an den Sprossen auftretenden, finden sich aber, wie Correns selbst nachgewiesen hat, auch am Protonema von Tetraphis. Wie sollten aber Paraphysen auf das Protonema kommen? Das ist eine contradictio in adjecto; gerade die angeführte Thatsache weist darauf hin, dafs wir es auch hier mit eigenartigen Protonemabildungen zu thun haben, einigermafsen ähnlich denen, die unten als Paraphyllien zu erwähnen sein werden.

Beziehungen der Laubmoose zur Aufsenwelt.

Wir haben bei den Lebermoosen gesehen, dafs die Beziehungen zum Wasser auf die Gestaltung von erheblichem Einflufs sind. Bei den Laubmoosen kommen zwar keine so mannigfaltigen Anpassungen, wie sie zum Festhalten von Wasser bei den Lebermoosen sich finden, vor,

---

[1]) Solche hat Grevillius neuerdings zu finden geglaubt (Über den morphologischen Wert der Brutorgane bei Aulacomnium androgynum, Ber. d. D. bot. Gesellsch. XVI, 1898) und meint deshalb, die Brutknospen als umgebildete Laubblätter betrachten zu können. Gegen die letztere Auffassung spricht indes die Anordnung der Brutknospen. Die „Übergangsbildungen" können dadurch zu stande kommen, dafs (unter Hemmung der Blattentwicklung) zunächst an der Blattspitze Brutknospenentwicklung eintritt, die dann auf den Stamm übergreift. So ist es bei manchen Lebermoosen (vgl. pag. 276), nur dafs dort viele Brutknospen an den Blättern entstehen, hier nur eine. (Nachtr. Anm.)

immerhin aber beeinflussen sie auch hier die Gestaltung in erheblichstem Maſse. Das Wesentliche, worauf es ankommt, hat C. SCHIMPER[1]) schon vor mehr als 40 Jahren in einem Vers mitgeteilt, der als solcher schauderhaft ist, aber eine gute Beobachtung enthält[2]).

Empfindlich für das Feuchte,
Wie für des Ortes Leuchte,
Was Wurz' und Stengel leisten,
Gleich siehst du bei den meisten;
Was die geheim auch mischen,
Sie können nicht erfrischen
Die kargen Wasserfasser —
Moos welkt im Glase Wasser!
Die Blätter sind die Leiter,
Und auſsen geht es weiter!

Diese Worte enthalten thatsächlich freilich eine einseitige Auffassung der Wasseraufnahme bei den Moosen. Denn daſs in dem Stämmchen eine Verschiebung von Wasser und darin gelösten Salzen vorkommt, darauf weist schon die ausgiebige Entwicklung des Rhizoïdensystems vieler Moose hin. Schon daraus läſst sich schlieſsen, daſs dasselbe nicht lediglich einen Haftapparat darstellt, daſs vielmehr die Aufnahme gelöster Stoffe aus dem Boden wesentlich mit in Betracht kommt. Auch haben Versuche von HABERLANDT u. a. das Vorhandensein einer inneren Wasserleitung bei manchen Moosen ergeben. In dem Stiele des Sporogons bewegt sich ferner zweifelsohne das Wasser, welches von dem assimilierenden Gewebe des Sporogons verdunstet wird. Die Auſsenwände der Sporogonien sind cuticularisiert und nehmen in den meisten Fällen kein Wasser auf[3]), das verdunstete Wasser stammt alles aus der beblätterten Pflanze, der es durch den Fuſs des Sporogons entzogen wird. Allein im beblätterten Stämmchen ist offenbar kein „Transpirationsstrom" vorhanden[4]), der bei einigermaſsen trockener Luft die Menge von den Blättern verdunsteten Wassers decken könnte — „Moos welkt im Glase Wasser." Die Blätter haben, soweit sie untersucht sind, keine cuticularisierten Wände, sie welken rasch und nehmen rasch Wasser von auſsen auf, und zwar spielt hierbei die Quellung der Zellmembranen offenbar eine andere Rolle als bei den höheren Pflanzen, selbst ein totes Moosblatt wird dadurch sofort wieder „turgescent". Der Turgor hat hier meiner Ansicht nach auch bei der lebenden Moospflanze gegenüber der Wasserimbibition durch die Membranen keine Bedeutung, die ganze Konstruktion ist eine andere als bei den höheren Pflanzen. Damit bringen wir wie bei den Lebermoosen auch die Thatsache in Zusammenhang, daſs viele xerophile Laubmoose in ihren Blättern sehr stark verdickte Membranen haben (so Andreaea), die relativ viel Wasser festhalten können.

---

[1]) Der bekannte Begründer der SCHIMPER-BRAUNschen Blattstellungslehre, nicht der Bryologe.

[2]) C. SCHIMPER, Mooslob, 1857, p. 13.

[3]) Der Sporogonstiel mancher javanischer Lebermoose, z. B. des in Fig. 244 abgebildeten Eriopus, ist mit Haaren besetzt, die wahrscheinlich Wasser aufnehmen. (Vgl. Fig. 244, *II* u. *IV*.)

[4]) Vgl. OLTMANS, Über die Wasserbewegung in den Moospflanzen usw. In COHNS Beitr. zur Biologie der Pflanzen Bd. IV (1884). HABERLANDT, Beitr. zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Jahrb. für wissensch. Bot. XVII (1886). VAIZEY, On the absorption of water and its relation to the constitution of the cell wall in Mosses. Annals of botany I, 1887. — Die anatomischen Verhältnisse, auf welche hier nicht einzugehen ist, sind in den genannten Arbeiten erörtert.

Die „äufsere“ Leitung[1]), von der C. SCHIMPER spricht, ist eine kapillare; sie erfolgt teils durch die dicht anliegenden Blätter und Seitensprosse, teils auch durch den Rhizoïdenfilz oder die unten zu erwähnenden Paraphyllien, bei Sphagnum sind noch ganz besondere Einrichtungen dazu vorhanden. Einrichtungen zur Wasserspeicherung (aufser der in den Membranen erfolgenden) sind bei den Sprossen der Laubmoose nicht bekannt, wohl aber solche zum Festhalten von Wasser und zum Schutze namentlich jugendlicher Teile gegen zu starke Erhitzung, resp. Austrocknung. Von den xerophilen Formen sind übrigens viele gegen periodisches Austrocknen sehr widerstandsfähig, und es ist mir nicht gelungen, Andreaea, die dauernd feucht gehalten wurde, am Leben zu erhalten, wahrscheinlich ist sie ebenso wie z. B. Metzgeria periodischem Austrocknen angepafst. Im folgenden seien einige der hauptsächlichsten Anpassungen kurz besprochen.

I. Einrichtungen zum Festhalten von Wasser.

A) Bewirkt durch die Form des Blattes. Hier fehlt, wie schon erwähnt, die reiche Mannigfaltigkeit der Anpassungen, wie die Lebermoose sie zeigen, die Blätter der Laubmoose sind zwar oft kahnförmig gestaltet[2]), und manche sind an der Basis löffelförmig erweitert und bei Phyllogonium speciosum einem schönen, von Baumästen herabhängenden Moose, das ich in Venezuela sammelte, greifen die Blattränder der zweizeilig gestellten Blätter auf der der Anheftungsstelle gegenüberliegenden Seite übereinander, so dafs dadurch eine den Stamm umgebende Röhre entsteht; bei Phyllog. fulgens kommt es ebenso wie bei manchen Neckeraceen im basalen Teile der Blätter sogar zu Ausstülpungen des Blattes, welche einigermafsen an die „Auriculae“ der Lebermoose erinnern, aber doch nur an die allereinfachsten Formen derselben. Auch sonst ist die Blattbasis bei den Lebermoosen, wie wir sehen werden, oft besonders für die Wasseraufnahme eingerichtet; aber Bildungen, die wir den komplizierteren „Auriculae“ der Lebermoose an die Seite stellen könnten, sind nicht bekannt.

B) Bewirkt durch den Bau des Blattes.

1. Durch Auswüchse der Blattflächen.

a) Der einfachste Fall ist der, dafs ähnlich, wie dies oben für Aneura hymenophylloïdes geschildert wurde, sich die Zellmembranen nach aufsen wölben[3]), und dadurch die Blattoberfläche mit „Mamillen“ versehen wird, so bei Timmia-Arten, Bartramia ityphylla u. a.

b) Ursprünglich vielleicht von *a* abzuleiten ist die Bildung von „Papillen“, die im fertigen Zustand als centrifugale Zellwandverdickungen erscheinen. Bei Hedwigia ciliata

[1]) Schon HEDWIG hat sie für Hedwigia ciliata beschrieben (Descriptio et adumbratio micr.-anal. musc. frond. T. I. Lipsiae 1787 p. 109). Er sagt von den Blättern: „Papillis nimirum, seu potius vesiculis diaphanis omne eorum exterius planum dense obsitum est, quae spongiae in modum, avide adeo attrahunt humiditatem, ut, si plantulam penitus siccam pollice et indice basi sua surrectam teneas, et minimam aquae guttulam ibi immittas, haec illico attracta, verticaliter adscendat de folio in folium, unde amoenissimo spectaculo sensim paulatimque unum post alterum ad cacumina usque erigatur, expandatur reflectaturque.“ Die „vesiculae“ sind in Wirklichkeit solide Membranverdickungen.

[2]) Auch die Wellung der Blätter bei Neckera-Arten wäre als Mittel, Wasser festzuhalten, hier anzuführen.

[3]) Vgl. LORCH, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora 17. Bd. Jahrg. 1894.

(Fig. 242, *1* u. *2*) stellen sie, wie schon erwähnt, einen aufserordentlich wirksamen Kapillarapparat für Wasser dar. Ebenso finden sie sich bei andern, an sonnigen, trockenen Standorten wachsenden Moosen, wie Encalypta, Barbula, Racomitrium, Grimmia, Weissia — niemals aber bei hygrophilen. Da manche gewöhnlich xerophile Moose auch „hygrophile“ Formen an feuchten Standorten bilden können, so wäre zu untersuchen, ob an den letzteren die Papillen nicht ausgebildet werden. Nach Analogie mit dem unten für manche Polytrichaceen Anzuführenden, erscheint es wahrscheinlich, dafs die Papillen durch Feuchtkultur (ebenso bei Lichtmangel) zum Verschwinden gebracht werden können.

c) Ausgiebiger als „Papillen“ und Mamillen wirken Auswüchse der Blattfläche in Form von Zellreihen oder Zellplatten, aus chlorophyllhaltigen Zellen bestehend. Man hat diese Auswüchse früher nur als Verstärkung des Assimilationsapparates betrachtet, aber, wie ich früher[1]) hervorgehoben habe, mit Unrecht. Die Assimilation kann nur bei Gegenwart von Wasser vor sich gehen, die Lamellen oder Zellreihen stehen so dicht gedrängt, dafs sie Wasser zwischen sich festhalten. Auch eine Vergleichung der Standortsverhältnisse führt zu demselben Resultat. Wir finden die schönst entwickelten Lamellen auf den breiten Nerven der an exponierten Standorten wachsenden Polytrichum-Arten, bei der nahe verwandten, aber an mehr feuchten und schattigen Standorten wachsenden Catharinea undulata sind die Auswüchse kleiner und weniger zahlreich (meist 4—6). Die eigentliche Blattfläche ist hier noch chlorophyllreich, sie rollt sich bei Austrocknung über die Lamellen ein, bei Polytrichum tritt die Blattfläche in ihrer Bedeutung als Assimilationsorgan ganz und gar zurück gegenüber den hier mächtig entwickelten Lamellen.

Man hat neuerdings behauptet, dafs die Lamellen bei Feuchtkultur verschwinden. Dies ist nicht richtig, sie werden nur reduziert, am meisten bei Catharinea, wo sie, wie erwähnt, ohnedies am kleinsten sind. Wenn man Polytrichum in Wasser kultiviert, sterben die alten Blätter unter Schwarzwerden ab, die neuen, dem Wasserleben angepafsten haben niedrigere Lamellen. Bei einigen Barbula-Arten (B. aloïdes, ambigua, membranifolia) finden sich dicht gedrängte, verzweigte Zellreihen (die Membran der Endzellen ist oft eigenartig — offenbar zum Schutze — verdickt). Die einschichtige Blattfläche ist konkav über den mit Auswüchsen versehenen Teil hergebogen, wodurch ein vortrefflicher Schwammapparat zu stande kommt. Auch Pottia-Arten mit Lamellenauswüchsen giebt es (P. curvifolia, barbuloïdes u. a.), so dafs also hier ein Anpassungscharakter vorliegt, der in drei Verwandtschaftsreihen der Laubmoose (Polytrichaceen, Barbulaceen, Pottiaceen) unabhängig voneinander aufgetreten ist. Übrigens hat auch Campylopus polytrichoïdes auf der Unterseite seiner Blätter lamellenähnliche Bildungen, die aus ziemlich dickwandigen Zellen bestehen, und deren Funktion noch genauer zu untersuchen ist; wahrscheinlich ist, dafs auch sie zum Wasserfesthalten dienen.

[1]) Flora 1893 p. 430.

Auch die Stämmchen mancher Moose besitzen chlorophyllhaltige Auswüchse, die Wasser festhalten (und auch kapillar leiten) können. Es sind dies die sogenannten Paraphyllien, die sich bei einigen Thuidium und Hypnum-Arten finden; wir haben analoge Bildungen bei einigen Lebermoosen kennen gelernt. Bei den Laubmoosen sind sie dadurch merkwürdig, dafs sie teilweise in ihrer Ausbildung sich der der Blätter sehr nähern und wie diese als Zellflächen erscheinen (Fig. 245). Indes handelt es sich dabei meiner Ansicht nach sicher um Gebilde, die aus Zellfäden hervorgegangen sind, und die auch nicht die charakteristische Anordnung der Blätter besitzen. Bei Hypnum splendens bedecken die Paraphyllien als dichter Filz die Oberfläche der kräftigen Sprosse, sie sind breitere oder schmälere Zellflächen, die verzweigt sind, wobei die langen Äste nach verschiedenen Richtungen hin abstehen (vgl. Fig. 245).



Fig. 245. Paraphyllium von Hypnum splendens, 210 mal vergr. Links unten ist eine Spitze umgebogen.

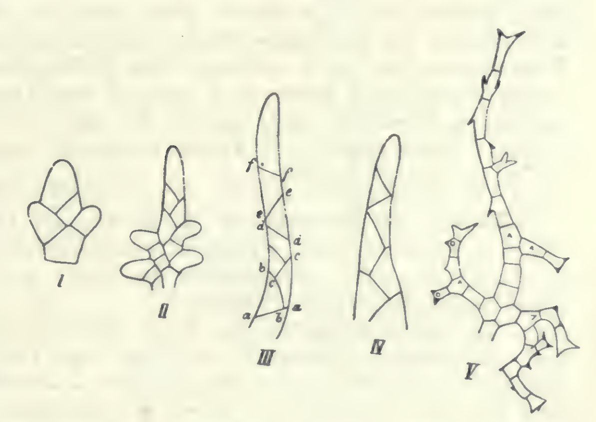


Fig. 246. *I—IV* Hypnum splendens; *V* Thuidium tamariscinum; *I* u. *II* junge Paraphyllien; *III* u. *IV* Spitze zweier älterer (aber noch nicht ausgewachsener); *V* fertiges Paraphyllium von Thuidium.

Die Entwicklungsgeschichte der Paraphyllien war bisher nicht bekannt. Ich habe sie bei H. splendens untersucht und gefunden, dafs sie schon frühzeitig in der Stammknospe angelegt werden, ihre Zahl steigt in dem Mafse, wie die Segmentoberfläche wächst; es werden auch neue Paraphyllien zwischen die alten eingeschaltet. Von Interesse ist, dafs die Zellenanordnung mit der der Blätter übereinstimmt, es ist eine zweischneidige Scheitelzelle (Fig. 246, *I*, *II*) vorhanden, aus deren Segmenten auch in ganz regelmäfsiger Reihenfolge rechts und links die Aussprossungen angelegt werden, die ihrerseits die beschriebene Zellenanordnung wiederholen. Schliefslich treffen sich die „Segmentwände" aber in dem fadenförmigen Ende des Paraphylliums (oder seiner Auszweigungen) nicht mehr (Fig. 245 *III*, *IV*). Sie sind aber in sehr charakteristischer Weise schief zur Längsachse des Fadens gestellt, was an die vom Protonema geschilderten Verhältnisse erinnert. An den

Seitenzweigen höherer Ordnung werden auch die Paraphyllien schmäler und spärlicher, und bei Thuidium[1]) haben nur die Hauptsprosse Paraphyllien. Diese sind meist nur verzweigte Zellreihen (Fig. 246, *V)* mit knorrigen Auswüchsen versehen (ähnlich wie die Papillen der Blätter); es ist hervorzuheben, dafs solche Paraphyllien auch aus der Basis der Blätter entspringen können. Manche sind auch als Zellflächen entwickelt, deren Entstehung ich aber abweichend von dem oben für H. splendens Geschilderten finde. Es tritt hier die Entstehung aus Zellfäden noch deutlich hervor, es ist kein „Scheitelzellwachstum“ vorhanden, sondern einfache Antiklinen- und Periklinenfächerung wie bei der Blattentwicklung von Andreaea, weshalb auf Fig. 240 verwiesen werden kann (die Blätter von Thuidium haben dieselbe Zellenanordnung wie die andern Laubmoosblätter). So bilden die Paraphyllien von Thuidium den Übergang zu den Protonemafäden begrenzten Wachstums, welche aus der Stammoberfläche anderer Laubmoose entspringen. Auch die zur Brutknospenbildung dienenden stammbürtigen Protonemafäden werden zugleich der Wasseraufnahme dienen, so die des in Fig. 244 abgebildeten Eriopus remotifolius, auch bei Drepanophyllum falcatum finde ich ähnliche Bildungen. Wir sehen also, dafs die Paraphyllien zu betrachten sind als aus der Stammoberfläche entspringende Protonemaäste begrenzten Wachstums, die sich teilweise zu Zellflächen entwickelt haben, der Wasseraufsaugung dienen und zugleich eine Verstärkung des Assimilationsapparates darstellen, Bildungen, die aber teilweise eine der der Blätter analoge Wachstums- und Ausbildungsweise erlangt haben.

2. Durch leere Zellen mit durchlöcherten Wänden.

Auch diese Einrichtung sehen wir als Parallelbildung verschiedene Male in verschiedenen Verwandtschaftskreisen auftreten, und zwar an Pflanzen, die sehr verschiedene Standorte bewohnen, nämlich einerseits nasse und andererseits trockene!

Für das erste bieten die Arten der Gattung Sphagnum ein bekanntes und oft erörtertes Beispiel. Auf den Bau von Blatt und Stamm braucht deshalb hier nicht näher eingegangen zu werden. Ich erinnere deshalb hier nur daran, dafs, wie oben hervorgehoben (p. 279), der Sinn der ganzen Einrichtung bisher nicht erkannt wurde, höchstwahrscheinlich aber darin liegt, dafs die Sphagna an Standorten wachsen, deren Wasser einige der zur Ernährung notwendigen Aschenbestandteile nur in sehr geringer Menge enthält, so dafs eine ausgiebige Wasserverdunstung notwendig ist.

Die Polster der Leucobryaceen dagegen finden wir in trockenen Wäldern, nicht an nassen, sumpfigen Standorten. Wir haben es hier zu thun stets mit mehrschichtigen Blättern, in welchen die chlorophyllhaltigen Zellen nur einen kleinen Teil des Raumes einnehmen gegenüber den chlorophylllosen. Ich verweise betreffs der Einzelheiten in Bau und Entwicklung der Leucobryaceenblätter auf die oben citierte, unter meiner Leitung ausgeführte Arbeit von W. Lorch. Es verdankt das Leucobryaceenblatt, wie namentlich der Vergleich mit Dicranum albicans zeigt, seine Gestaltung einer starken Entwicklung und eigenartigen Ausbildung der Blattrippe. Die leeren Zellen kommunizieren durch zahlreiche Löcher in der Wand unter sich, an den Aufsenwänden sind hier verhältnismäfsig wenig Poren vorhanden, namentlich finden sie sich in der basalen Partie

[1]) Untersucht wurde Th. tamariscinum.

des Blattes, von wo aus das Wasser leicht kapillar in die übrigen Teile des Blattes gelangen kann. Hier soll (teleologisch gesprochen!) das Wasser nicht wie bei Sphagnum rasch verdunsten, sondern längere Zeit für die chlorophyllführenden Zellen festgehalten werden, die beiden scheinbar ähnlichen Blattstrukturen sind also eigentlich verschiedenen äufseren Verhältnissen angepafst. Experimentell näher zu untersuchen ist die Wasseraufnahme bei Dicranum albidum, welches in seiner Blattstruktur einen Übergang von dem gewöhnlichen Dicranaceenblatt zu dem von Leucobryum bietet.

Durchlöcherte Zellen finden sich auch bei den Pottiaceen-Gattungen Calymperes, Syrrhopodon, Encalypta; hier aber stets nur in einer Schicht, und zwar meist nur im unteren Teile des Blattes (vgl. Lorch a. a. O.). Die Löcher finden sich hier auf fast allen oder allen Aufsenwänden und Seitenwänden.

Wie weit die Umbildung des Blattgewebes zur Wasseraufsaugung — unter Zurückdrängung der Assimilationsarbeit — gehen kann, zeigte mir die Untersuchung von Syrrhopodon revolutus Dz. & Mb. Fig. 247, *I* giebt ein Habitusbild des Blattes. Die chlorophyllhaltigen Zellen, deren Areal durch Schraffierung angedeutet ist, nehmen nur einen kleinen Teil des Blattes in Anspruch, der bei weitem gröfsere wird eingenommen von Zellen, die leer sind, und deren Wände (sowohl die Aufsenwände, als die Seitenwände) Löcher haben. Ein Querschnitt durch den unteren Teil des Blattes (Fig. 247, *II*) zeigt nur zweierlei Gewebeformen. Die leeren Wassersaugzellen und das mechanische Gewebe der Blattrippe und des Blattrandes, welches den Rahmen bildet, an welchem die dünnwandigen leeren Zellen aufgehängt sind, die sonst nicht die nötige Festigkeit haben würden. Die chlorophyllhaltigen Zellen sind aufserdem noch mit Papillen besetzt, so dafs hier wirklich alles Erdenkliche gethan ist, um Wasser festzuhalten. Denn aufser den genannten anatomischen Eigentümlichkeiten kommt noch in Betracht, dafs das Blatt nicht flach, sondern stark konkav vertieft ist, und dafs die Stämmchen in dicht gedrängten Rasen wachsen. Es giebt dies Moos an Schwammwirkung also einem Sphagnum oder einer Leucobryacee kaum etwas nach.

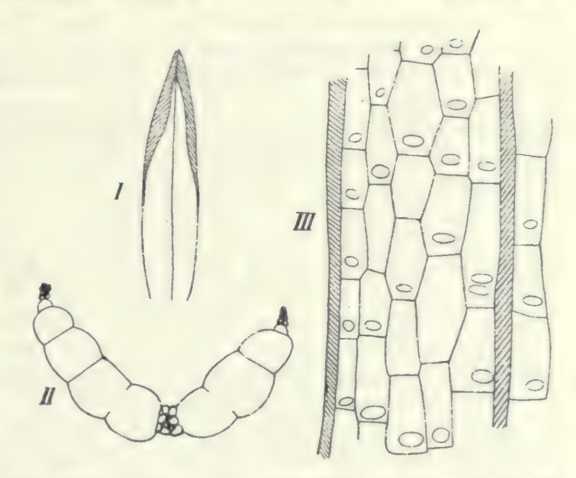


Fig. 247. Syrrhopodon revolutus. *I* Blatt, schwach vergr., die chlorophyllhaltigen Teile schraffiert. *II* Querschnitt durch den untern Teil eines Blattes, stärker vergr. *III* Flächenansicht des untern Teiles, die mechanischen Zellen sind nur durch Schraffierung angedeutet, die leeren, mit Löchern versehenen treten deutlich hervor.

An den Sprofsachsen sind bis jetzt nur bei den Torfmoosen besondere Einrichtungen zur Aufnahme, bezw. zum Festhalten von Wasser (abgesehen von den oben beschriebenen Paraphyllien) bekannt, möglicherweise kommen sie aber auch anderweitig vor. Von Cyathophorum

pinnatum beschreibt BRIZI[1]) linsenförmige Gruppen von Zellen an der Sprofsachsenoberfläche mit unverdickten silberglänzenden Wänden. Der Inhalt ist, wenn sie erwachsen sind, verschwunden. Meiner Ansicht nach handelt es sich um Zellgruppen, wie man sie auch bei andern Moosen findet, und welche die Stelle bezeichnen, wo Protonemafäden oder Seitenzweige ihren Ursprung nehmen. Es wäre aber möglich, dafs diese Zellen hier speciell der Wasseraufnahme dienen — worüber nur eine experimentelle Untersuchung entscheiden kann.

II. Einrichtungen gegen Vertrocknung.

Wie schon erwähnt, ertragen xerophile Laubmoose lange Trockenperioden, ohne Schaden zu nehmen. Trotzdem treffen wir auch (von der uns unzugänglichen Beschaffenheit des Protoplasmas abgesehen) Einrichtungen, die unzweifelhaft als Trockenschutz, teilweise wohl auch als Schutz gegen hohe Wärmegrade zu betrachten sind. Es mag dies damit zusammenhängen, dafs es einerseits hauptsächlich auf den Schutz der jugendlichen, im Knospenzustand befindlichen Teile abgesehen ist, andererseits es nicht gleichgiltig sein wird, ob der Wasserverlust beim Eintrocknen langsam oder rasch erfolgt. Eine solche Verlangsamung wird erfolgen durch die Bewegungen, welche die Blätter vieler Laubmoose beim Eintrocknen ausführen: die von Polytrichum legen sich dem Stämmchen an, andere winden und drehen sich zusammen, und wir sahen dieselbe Wirkung bei den Leucobryaceen erreicht dadurch, dafs die lebenden Zellen mit einem Mantel von toten, lufthaltigen umgeben werden. Dasselbe finden wir nun auch in andern Fällen, wo aber die toten Zellen nur als Schutzmantel, nicht auch zur Wasseraufnahme dienen.

Bryum argenteum hat seinen Namen von dem Silberglanz seiner Sprosse, bedingt durch Absterben des Zellinhalts im obern Teil der Blätter. Dadurch wird die Stammknospe mit einem Mantel umgeben, der die Wasserabgabe herabsetzen mufs. Es hängt nun von äufseren Umständen ab, wie weit dieser Vorgang geht. Wenn man die Pflanze schattig und feucht kultiviert, so bleiben, wie ich gezeigt habe[2]), die Blätter grün, an trockenen Standorten dagegen tritt der Silberglanz auf, und die Blattspitze ist haarähnlich ausgezogen. Ganz dasselbe treffen wir auch in andern Fällen: Grimmia leucophaea, ein an sonnigen Felsen wachsendes Moos, hat ihren Namen von den weifsen Blattspitzen, und die oben erwähnte Hedwigia ciliata bildet an trockenen, sonnigen Orten eine „var. leucophaea“, deren Blätter bis zum dritten Teile herab aus toten Zellen bestehen, ebenso bei Physcomitrium repens u. a.

Haben wir es also hier offenbar mit einer durch äufsere Verhältnisse veranlafsten direkten Anpassung zu thun, so gilt dasselbe von den „Haarspitzen“, welche nicht selten mit der eben erwähnten Struktur zusammen vorkommen. Solche hyaline Haarspitzen finden sich nur bei Bewohnern trockener Standorte, sie bilden in der Knospenlage dicht gedrängt den Abschlufs der Endknospe nach aufsen, und ihre verdickten Zellmembranen wirken zudem noch als Wasserspeicher. Viele unserer auf Felsen und an Mauern wachsenden Moose (Racomitrium-, Grimmia-, Barbula-Arten u. a.) zeigen diese „Glashaare“, und es ist charakteristisch, dafs manche derselben Standortsformen an feuchten Örtlichkeiten oder

---

[1]) Sopra alcune parti colarità etc. dei Cyathophorum. Rendiconti della R. Acc. dei Lincei 1893.

[2]) Flora 1896 (82. Bd.) p. 10. Leucobryum glaucum dagegen behält seine Blattstruktur zähe bei, selbst wenn es unter Wasser kultiviert wird.

im Wasser aufweisen, deren Blätter keine Glashaare haben (so Racomitrium canescens epilosum[1]) u. a.). Moose, die an ständig feuchten Standorten leben, bringen solche Haarspitzen nie hervor.

Die Beziehungen der Gestaltung der Laubmoose zum Lichte sind mehrfach an andern Stellen hervorgehoben worden. Erinnert sei hier an die (offenbar vom Lichte abhängige) dunkle Färbung mancher Moose und die Rotfärbung mancher Sphagnum-Arten an der Sonnenseite, es kann in dieser Beziehung auf das (p. 302) über die Lebermoose Gesagte verwiesen werden. Der dicht gedrängte Polsterwuchs, der fast allen hochalpinen Moosen eigentümlich ist, dürfte der Erwärmung dieser Moospolster zu statten kommen.

Sexualorgane und Sporogonien.

1. **Stellung der Geschlechtsorgane.** Die sämtlichen Laubmoose sind akrogyn, die Archegonienstände bilden immer den Abschlufs einer Sprofsachse, sei es der Hauptachse (bei den akrokarpen Moosen) oder einer Seitenachse. Ersteres Verhalten würde nach den oben (p. 351 ff.) dargelegten Anschauungen als das ursprünglichere zu betrachten sein. Auch bei den Antheridienständen ist dies ursprünglich der Fall, die Moose sind also auch akrandrisch. Das erste Antheridium geht aus der Scheitelzelle hervor, die folgenden aus den Segmenten. Von dieser Stellung sind nur zwei Ausnahmen bekannt, das von Sphagnum und das von Polytrichum. Bei ersterer Gattung steht je ein Antheridium am „anodischen“ Rand einer Blattinsertion. Leitgeb zeigte, dafs die Antheridien die Stelle einnehmen, die sonst den Mutterzellen von Seitensprossen zukommt — man könne hier also annehmen, dafs der Seitenzweig schon im einzelligen Zustand zur Antheridienbildung übergehe, wie denn auch sonst die Blattbildung an den männlichen Zweigen öfters eine sehr geringe ist, so hat Fontinalis z. B. winzige reduzierte Äste. Freilich gehört Sphagnum einem andern Entwicklungskreis an als die Bryineen, und es scheint fraglich, wie weit man den Vergleich — denn ein solcher ist es — ausdehnen soll.

Die zweite Ausnahme findet sich bei den Polytrichaceen[2]). Die becherförmigen Antheridienstände durchwachsen hier regelmäfsig, d. h. die Scheitelzelle der Hauptsprosse bleibt erhalten und verlängert sich später zu einem beblätterten Trieb. Die Antheridiengruppen stehen in 2—3 übereinander stehenden Reihen unterhalb je eines Blattes, untermischt mit den später zu erwähnenden Paraphysen. Hofmeister und mit ihm Leitgeb haben dies Verhältnis so gedeutet, dafs „jede Antheridiengruppe einen kaum irgend in die Länge entwickelten Seitenzweig darstellt, dessen Scheitel sich zur ersten Antheridie entwickelt“. Diese Auffassung würde das Verhalten von Polytrichum in Übereinstimmung mit dem der übrigen Laubmoose bringen, und man könnte als Analogie die Campylopus-Arten anführen, bei denen mehrere weibliche „Blüten“ in ein „Köpfchen“ vereinigt sind, das dem Becher von Polytrichum einiger-

---

[1]) Vgl. darüber die Angaben bei Limpricht, Die Laubmoose in Rabenhorst. Kryptogamen Flora von Deutschland, 2. Aufl.

[2]) Vgl. Hofmeister, Über die Zellenfolge im Achsenscheitel der Laubmoose. Bot. Zeit 1870 p. 465; Goebel, Über die Antheridienstände von Polytrichum. Flora 1882 p. 323; Leitgeb, Die Antheridienstände der Laubmoose. Ibid. p. 467 ff.

mafsen gleicht[1]). Wenn ich also auch die Berechtigung der Hofmeister'schen Auffassung vollständig zugebe, so ist doch andererseits hervorzuheben, dafs der entwicklungsgeschichtliche Nachweis dafür fehlt; bis jetzt hat niemand gezeigt, dafs ursprünglich an der Stelle einer Antheridiengruppe eine Zweigscheitelzelle sich findet, die Segmente abgliedert, auch bei den „Blütenständen von Mnium u. a. ist die Entwicklungsgeschichte noch unbekannt und somit fraglich, ob wir wirklich alle Moose als „akrandrisch" betrachten dürfen.

Keine Ausnahme von der Akrandie machen die monöcischen Laubmoose, bei denen die Antheridien scheinbar frei in der Achsel eines Stengel- oder Perichätialblattes angetroffen werden. Wie Satter[2]) für Phascum cuspidatum und Archidium nachgewiesen hat, schliefsen die Laubsprosse hier mit einer männlichen Blüte ab und werden dann von einem Seitenaste (oder zwei), der eine weibliche Blüte hervorbringt, übergipfelt, und das dürfte auch für andere Moose zutreffen.

2. Auf die **Verteilung** der Geschlechtsorgane soll nicht weiter eingegangen werden, wohl aber ist hervorzuheben, dafs bei diöcischen Moosen vielfach die männlichen Pflanzen kleiner und einfacher organisiert sind als die weiblichen. Ein auffallendes Beispiel für dies Verhalten wurde oben schon für Buxbaumia angeführt, deren äufserst kleine männliche Pflanzen nur ein Blatt und eigentlich kein Stämmchen haben, während die weibliche Pflanze eine gröfsere Anzahl Blätter und ein — freilich auch sehr kleines und einfach gebautes Stämmchen besitzt. Auch bei Ephemerum sind die männlichen Pflänzchen kleiner und blattärmer als die weiblichen (vgl. Fig. 87), und in mehr oder minder hohem Grade kehrt dies bei vielen diöcischen Moosen wieder. Zu den auffallendsten Beispielen gehören die „Zwergmännchen", die sich bei Leucobryum und einigen Dicranum-Arten finden (neben gröfseren männlichen Pflanzen). Offenbar kann bei diesen Moosen ebenso wie bei Farnprothallien die Entstehung männlicher Geschlechtsorgane erfolgen auch unter äufsern Bedingungen, die zur Bildung der weiblichen nicht hinreichen; übrigens ist klar, dafs die weiblichen Pflanzen, welche später den Embryo auszubilden haben, besser ausgerüstet sein müssen als die männlichen.

3. **Blütenbildung.** Wenn man bei den Laubmoosen von „Blüten" redet, so geschieht dies nur auf Grund einer äufserlichen Ähnlichkeit der Antheridienstände mancher Formen mit Blüten höherer Pflanzen, irgend welche Homologie mit denselben ist natürlich nicht vorhanden.

Die Geschlechtsorgane sind geschützt einerseits durch die Blätter, welche sie umgeben (Perichätialblätter), andererseits durch die „Paraphysen". Diese sind Zellfäden, deren obere Zellen vielfach kugelig angeschwollen sind und Chlorophyll enthalten, bei Polytrichum sind sie in kleine Zellflächen übergegangen (vgl. p. 353, Anm. 2). Was zunächst die Homologie dieser Gebilde betrifft, so kann es nicht zweifelhaft sein, dafs sie den haarähnlichen Gebilden nahe verwandt sind, die man auch an den vegetativen Sprossen trifft (vgl. p. 359). Denn in manchen Fällen sind sie von denselben kaum unterschieden (so z. B. bei Diphyscium), in andern (Mnium, Polytrichum) finde ich ganz allmähliche Übergänge zwischen beiden. Ihre Funktion ist nicht genügend aufgehellt. Wie ich früher

---

[1]) Abbildungen bei Dozy u. Molkenboer, Bryologia javanica, z. B. Tab. LXVIII.

[2]) H. Satter, Zur Kenntnis der Antheridienstände einiger Laubmoose. Ber. d. D. bot. Gesellsch. II p. 13.

(Muscineen p. 375) hervorhob, sind sie zunächst offenbar Schutzorgane (speciell gegen Austrocknung), und die kugelige Erweiterung der Zellen, die viele Paraphysen haben, wird ihnen gestatten, die Antheridien besser zu decken, als dies sonst der Fall wäre. Zweifelsohne ist das aber nicht ihre einzige Funktion[1]). Ausscheidung (und zwar von Schleim) ist nur bei Diphyscium bekannt, ob sonst noch etwa die Ausscheidung von Wasser, resp. schleimiger Flüssigkeit, wie LEITGEB sie bei dem Lebermoose Corsinia beobachtete, vorkommt, ist zweifelhaft. Wohl aber werden die Paraphysen Wasser kapillar festhalten. Es ist dies namentlich der Fall bei den scheibenförmigen, resp. flach becherförmigen männlichen Blüten von Polytrichum, Mnium etc., die schon durch die Gestalt ihrer Hüllblätter geeignet sind, Wasser leicht festzuhalten: setzt man auf einen trocknen Antheridienstand einen kleinen Tropfen Wasser, so wird er aufgesogen. Aufserdem werden die dicht gedrängten Paraphysen auch den reifen Antheridien ein Widerlager bilden, welches bewirkt, dafs der Spermatozoïdenbrei noch weiter herausgeprefst wird. Wie übrigens die Spermatozoïdenverbreitung erfolgt, ob sie dem Zufall (durch Wassertropfen etc.) anheimgegeben ist, oder kleine Tiere dabei mitwirken, ist hier ebensowenig bekannt wie bei den Lebermoosen.

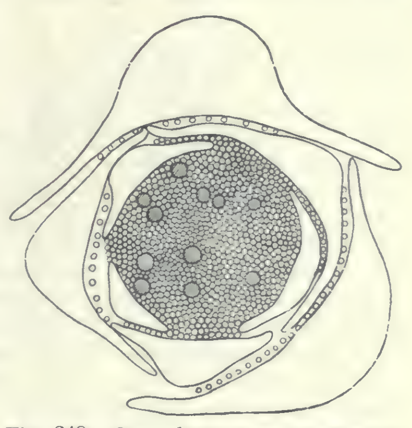


Fig. 248. Querschnitt einer (noch nicht fertigen) weiblichen Blüte von Mnium undulatum. Zwischen den Archegonien dicht gedrängt die quer geschnittenen Paraphysen. Vergr.

Die weiblichen Blüten sind knospenförmig und von einem oder mehreren Blattcykeln umhüllt. Wir haben oben (p. 357) schon gesehen, dafs diese Hüllblätter vielfach von den gewöhnlichen dadurch unterschieden sind, dafs sie Einrichtungen besitzen, speciell „Wimpern“, die ihnen gestatten, Wasser festzuhalten, das ihnen für die Befruchtung unentbehrlich ist.

4. **Sporogonien.** Wie die Laubmoose betreffs ihrer vegetativen Gliederung einförmiger sind als die Lebermoose, so auch betreffs des Aufbaues ihrer Sporogonien. So sehr auch ein Sporogon von Splachnum rubrum mit seinem langen Stiel, seiner merkwürdigen Apophyse und seinem Peristomapparat zur Sporenaussaat sich unterscheidet von dem ungestielten, bei der Reife ganz mit Sporen erfüllten, besonderer Einrichtungen zur Sporenaussaat entbehrenden von Ephemerum, so sind sie doch beide nach demselben „Plane“ gebaut, nur ist das eine der Hervorbringung und der Aussaat zahlreicher kleiner Sporen angepafst, das andere begnügt sich, eine kleine Zahl viel gröfserer Sporen hervorzubringen, und damit steht seine geringere Gröfse und seine einfachere Organisation in engster Beziehung. Es seien Entwicklung und Lebensverhältnisse des Sporogons hier kurz geschildert.

Von den Lebermoosen weicht das Verhalten zum Archegonienbauch ab. Am meisten stimmt mit jenen noch Sphagnum überein, dessen

[1]) Vgl. auch KIENITZ-GERLOFF, Über die Bedeutung der Paraphysen. Bot. Zeitung 1886 p. 248.

Sporogon fast bis zur Reife im Archegonbauche eingeschlossen bleibt, der dann durch die Ausdehnung des Sporogons unregelmäfsig zerrissen wird. Auch bei den Phascaceen kommen noch primitive Verhältnisse vor. Bei Archidium tritt ähnlich wie bei Sphagnum das Sporogon aus der gesprengten Calyptra hervor, und bei Nanomitrium[1]) (vgl. 250, *II)* drückt der Kapselteil des Embryo die Zellen des Archegonienbauches bis zur Unkenntlichkeit zusammen: daher trägt die Nanomitriumkapsel dann auf ihrer Spitze allein den Archegonienhals. Dafs der nach der Befruchtung bedeutend herangewachsene Bauchteil des Archegoniums dem Embryo als Schutzorgan dient (die untere Hälfte desselben bohrt sich mehr oder minder tief in das Moosstämmchen ein, und der dadurch scheidenförmig gewordene Teil desselben bildet — als „Vaginula“ bezeichnet — die Fortsetzung der Calyptra) ist klar. Bei einigen Moosen kommt dazu, dafs sie zugleich ein Wasserreservoir für den Embryo bildet. Bei Funaria hygrometrica und anderen Funariaceen, sowie bei Encalypta vulgaris baucht sich die Calyptra in ihrem untern Teil aus und steht vom Embryo ab, ein Verhalten, das unverständlich war, ehe nachgewiesen wurde[2]), dafs zwischen der Calyptra und dem Embryo Flüssigkeit ausgeschieden wird. Die Standortsverhältnisse der betreffenden Moose machen es wahrscheinlich, dafs das ausgeschiedene Wasser dazu bestimmt ist, vom Embryo später aufgenommen zu werden. Ein experimenteller Beweis liegt dafür freilich ebensowenig vor wie für die analogen Fälle der Wasserausscheidung in den Blütenknospen mancher Samenpflanzen. Bei den meisten Moosen tritt der langgestreckte, spindelförmige Embryo früh schon aus dem Archegonienbauch hervor, er hebt die Calyptra an ihrer Basis (wo vielfach offenbar die Trennungslinie schon vorbereitet ist) ab und führt sie als Mütze mit empor, welche das Ende des Sporogons bis kurz vor der Reife schützend umhüllt (Fig. 254, *c*). Bei solchen Formen, die an trockenen Standorten wachsen, wie Polytrichum, Orthotrichum u. a., ist die Calyptra durch „Haare“[3]) noch verstärkt, die nichts anderes sind als Protonemafäden begrenzten Wachstums, die aus ihr nach der Befruchtung hervorgewachsen sind. Die Calyptraauswüchse von Polytrichum sind verzweigte Zellreihen, welche dicht miteinander verfilzt und verschlungen sind[4]); da die Zellwände der stärkeren Fäden dick und cuticularisiert sind, so leuchtet ihre Bedeutung als Schutz gegen Austrocknung ohne weiteres ein.

Die Auffassung der haarähnlichen Bildungen auf der Calyptra als Protonemafäden mag zunächst befremdend erscheinen, aber Protonema, an dem neue Pflanzen entstehen, entwickelt sich, wie ich früher (Musciceen p. 390) zeigte, auch bei Conomitrium aus der Calyptra. Bei Polytrichum, Orthotrichum u. a. Laubmoosen sind diese, erst nach der Befruchtung auftretenden Protonemabildungen der Calyptra, sehr charakteristisch, sie haben z. B. bei Polytrichum schief gestellte Wände (vgl. Fig. 249). Offenbar dienen sie hier, solange der Embryo noch klein und im Archegonienbauch eingeschlossen ist, auch zur Wasserversorgung

---

[1]) Vgl. darüber Goebel in Flora 1895 p. 493.

[2]) Goebel, Flora 1895 p. 474, wo ich auch auf die gänzlich in Vergessenheit geratene Angabe Hedwigs hingewiesen habe.

[3]) Orthotrichum hat seinen Namen bekanntlich daher, dafs diese „Haare“ aufgerichtet sind. Es sind übrigens schmale Zellflächen von ähnlicher Entstehung wie die Paraphyllien von Thuidium. Da ihre Zellen lange lebendig bleiben, können sie auch für die Wasseraufnahme in Betracht kommen.

[4]) Vgl. die Abbildungen von Firtsch in Ber. der D. bot. Gesellsch. I Taf. II.

desselben. Die „Haare“ werden in basipetaler Folge entwickelt, und während die oberen, dickwandigen Luft zwischen sich festhalten und das befruchtete Archegonium vor Austrocknung schützen, werden die untern, noch dünnwandigen, benetzbaren, Wasser aufnehmen. So ersetzen sie hier die Wasserbäuche der Calyptra von Funaria und Encalypta.

Bei manchen Moosen ist der Embryo von einer hyalinen Schleimmasse umgeben [1]), welche ihn meiner Ansicht nach gegen das Eindringen von Wasser schützt, da der Halsteil der Archegonien keineswegs immer nach der Befruchtung sich schliefst.



Fig. 249. Längsschnitt durch eine Sprofsspitze von Polytrichum (65/1), welcher aufsen Blätter, innen zwei Archegonien, rechts ein unbefruchtet gebliebenes, links eines mit Embryo zeigt. Dieser hat sich in den Stiel des Archegoniums eingebohrt, nachdem derselbe, wie der Vergleich mit dem unbefruchtet gebliebenen Archegonium zeigt, nach der Befruchtung mächtig herangewachsen war. Aus der „Calyptra“ sind in basipetaler Reihenfolge Zellreihen hervorgesprofst (die „Haare“ der Calyptra); die oberen sind schon dickwandig und dienen als schützender Schopf, die untern auch zur Wasseraufnahme.

Im Zellenaufbau des Embryos schliefst sich Sphagnum nahe an den bei vielen Lebermoosen vertretenen Typus an. Es tritt in der befruchteten Eizelle zunächst eine Querwand auf; die untere Hälfte erfährt nur noch wenige Teilungen, die obere wird zum eigentlichen Sporogon. Sie zerfällt in 6—8 Querscheiben, und diese in je vier Quadranten, deren weitere Ausbildung unten zu erörtern sein wird. Bei allen übrigen Laubmoosen ist die Teilungsweise eine andere. Nachdem in der befruchteten Eizelle 1—2 Querwände aufgetreten sind, erscheint in der oberen (dem Archegonhals nächsten) Zelle eine schräge Wand, der sich eine zweite, entgegengesetzt geneigte ansetzt. Damit ist eine „zweischneidige“ Scheitelzelle hergestellt, die eine Anzahl von Segmenten bildet (Fig. 250, *I*), später aber zuweilen auf ähnliche Weise mit einem Zellnetz ausgefüllt wird, wie dies bei der Scheitelzelle mancher Farnprothallien oder der der Sporogonienstände von Equisetum der Fall ist.

In dem Zellkörper, welcher den jugendlichen Embryo darstellt, wird nur eine relativ kleine Zahl von Zellen zur Sporenbildung verwendet, die meisten bleiben steril und dienen teils zur Ernährung der fertilen, teils zur Sporenaussaat. Wir kennen bei den Laubmoosen so primitive Sporogonien, wie z. B.

---

[1]) So bei Andreaea und Sphagnum. Vgl. WALDNER, Die Entwicklung der Sporogone von Andreaea und Sphagnum. Leipzig 1887.

Riccia sie hat, nicht mehr, sondern (abgesehen von Archidium) nur solche, welche dem bei den Lebermoosen von Anthoceros repräsentierten Typus gleichen.

Im Kapselteil der Laubmoose differenziert sich frühe schon eine fertile Zellschicht, die wir als Archespor zu bezeichnen haben.

Verfolgen wir diese zunächst auf dem Querschnitt. Ein Schnitt durch einen jungen Laubmoosembryo kann nach dem oben Angeführten nur zwei Zellen zeigen, die durch die Segmentwand getrennt sind. Dann tritt eine zweite, zur ersten rechtwinklige Wand auf, so dafs Cylinderquadranten ent-

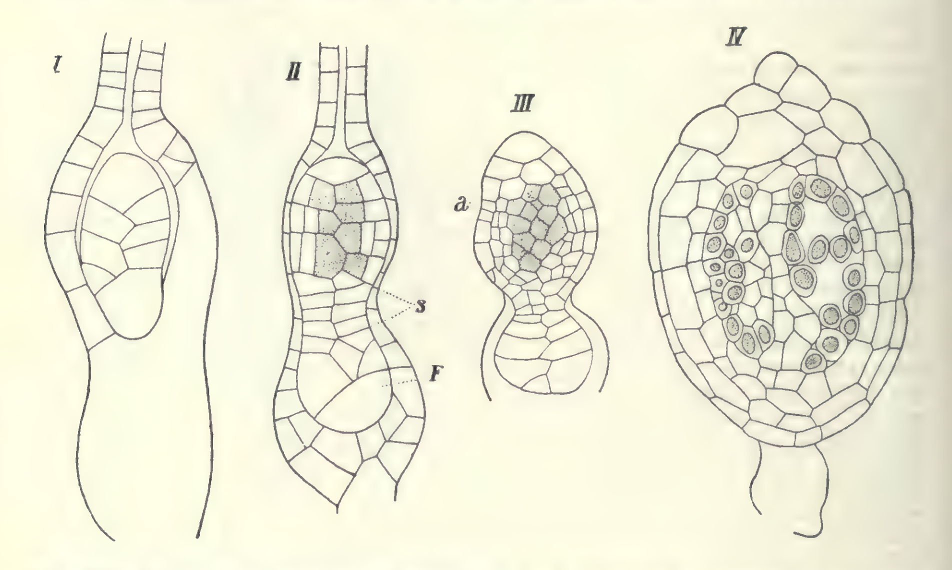


Fig. 250. Nanomitrium tenerum. Längsschnitte durch befruchtete Archegonien und junge Sporogonien verschiedener Entwicklung, vergr. (*I* am stärksten). *I* Junger Embryo, noch im Archegonbauch liegend. *II* Älterer Embryo, Endothecium punktiert, der Fufs (*F*) hat sich in den Archegonstiel eingebohrt. *III* Älterer Embryo, das Amphithecium (*a*) durch perikline Wände gespalten. *IV* Sporogon, dessen Sporenmutterzellen grofsenteils schon sich getrennt haben, im Längsschnitt, Columella deutlich sichtbar. In den meisten Sporenmutterzellen ist der Inhalt angedeutet, in anderen war er herausgefallen.

stehen (die bei Archidium nicht gebildet werden); in jedem Quadranten bildet sich, sei es durch Auftreten einer Antikline oder einer Perikline (Fig. 252, *1*) eine innere und eine äufsere Zelle, es sind also vorhanden vier innere Zellen, welche als das „Endothecium" bezeichnet werden können, und eine Anzahl äufserer — das Amphithecium. Ein primitives Laubmoossporogon wäre ein solches, welches das Amphithecium zur Sporogonwand, das Endothecium zu Sporenzellen gestalten würde. In der That sind bei Nanomitrium zwischen beiden Differenzen im Zellinhalt vorhanden, das Endothecium besteht aus besonders plasmareichen Zellen. Bei Archidium ist das ganze Endothecium noch als Archespor zu bezeichnen, dessen Zellen aber nicht alle fertil werden, nur einige wenige (1—7) werden zu Sporenmutterzellen, die übrigen dienen offenbar — ähnlich wie etwa bei Riella — als Nährzellen[1]). Bei den anderen Laubmoosen aber treffen wir stets ein Archespor in Gestalt einer Zellschicht.

[1]) Über ihren Inhalt ist nichts Näheres bekannt, LEITGEB sagt, er sei „wasserhell", es wäre also möglich, dafs auch Wasserspeicherung in Betracht kommt.

Diese ist bei Andreaea und Sphagnum kuppelförmig gewölbt, bei den übrigen oben und unten von sterilem Gewebe durchsetzt, also in Gestalt einer oben und unten offenen Tonne ausgebildet. Das sterile Gewebe wird schon sehr frühzeitig angelegt. Es ist die Columella. Bei allen Laubmoosen

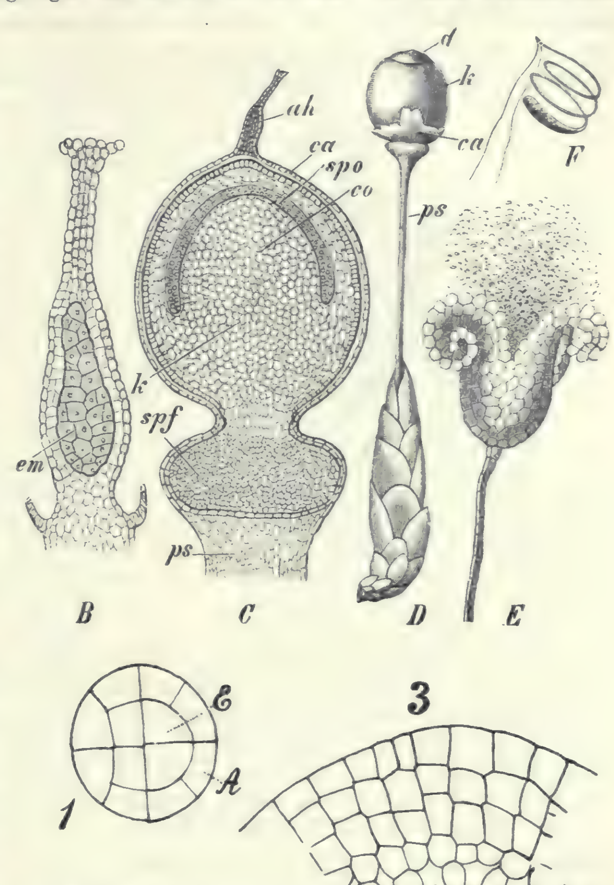


Fig. 251. (Nach W. P. Schimper.) *B* Sp. acutifolium. Archegonium mit Embryo (dessen Zellenanordnung nicht richtig gezeichnet ist). *C* Junges Sporogon derselben Art im Längsschnitt; *ah* Archegonienhals; *ca* Calyptra; *spf* Fuſs des Sporogoniums; *co* Columella; *spo* „Sporensack“ mit Sporen; *ps* Pseudopodium. *E* Geöffnetes Antheridium. *D* Sporogon von Sph. squarrosum. *k* Kapsel; *d* Deckel; vergr. (Lehrb.)

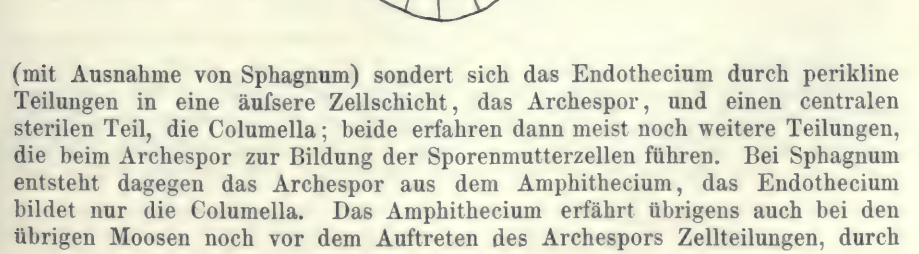


Fig. 252. Funaria hygrometrica (nach D. Campbell, teilweise vom Verf. schematisiert). Querschnitte verschieden alter Embryonen. *1* Jung; *E* Endothecium; *A* Amphithecium. *2* Älter; Archespor punktiert. *3* Noch älter; *i* Intercellularräume im Amphithecium; *ar* Archespor; *p* die Zellschichten, aus denen weiter oben (im Deckel) das Peristom hervorgeht (aus Teilung einer Zelllage entstanden).

(mit Ausnahme von Sphagnum) sondert sich das Endothecium durch perikline Teilungen in eine äuſsere Zellschicht, das Archespor, und einen centralen sterilen Teil, die Columella; beide erfahren dann meist noch weitere Teilungen, die beim Archespor zur Bildung der Sporenmutterzellen führen. Bei Sphagnum entsteht dagegen das Archespor aus dem Amphithecium, das Endothecium bildet nur die Columella. Das Amphithecium erfährt übrigens auch bei den übrigen Moosen noch vor dem Auftreten des Archespors Zellteilungen, durch

die es mehrschichtig wird. Es bildet sich in ihm ein Intercellularraum, welcher eine äufsere, mehrschichtige Kapselwand von zwei dem Archespor anliegenden Zellschichten trennt. Letztere werden als „äufserer Sporensack" bezeichnet, während der „innere Sporensack" die äufserste, dem Archespor angrenzende Zellschicht der Columella ist, die ebenso wie die das Archespor auf der Aufsenseite begrenzenden Gewebe durch inhaltsreiche Zellen sich auszeichnet und offenbar die Aufgabe hat, die Nährstoffzufuhr zu den Archespor-(resp. Sporenmutter)zellen zu besorgen. Die Ausbildung eines umfangreichen sterilen Gewebes (Columella, Wandschicht etc.) in der Kapsel steht mit der Sporenbildung im engsten Zusammenhang. In kleinen Kapseln, die nur wenig Sporen bilden, sehen wir auch nur wenig sterile Zellen; es werden für die Ernährung der fertilen Zellen nur wenig Ansprüche gemacht, und wir finden im reifen Sporogon von denselben bei Nanomitrium (Fig. 253) und Ephemerum fast nichts mehr vor; die Columellazellen dienten nur als Nährzellen und werden vor der Sporenreife zerdrückt. Man hat deshalb Ephemerum früher und Nanomitrium auch noch neuerdings eine Columella abgesprochen, für Ephemerum hat N. J. C. Müller ihr Vorhandensein schon früher nachgewiesen, und neuere Untersuchungen zeigten sie mir auch bei Nanomitrium, allerdings in nur wenig entwickelter Ausbildung. Je mehr Sporen gebildet werden, desto umfangreicher wird auch die Columella. Sie dient für die fertilen Zellen als Wasser- und als Nährstoffspeicher, man findet sie häufig z. B. mit Stärke versehen.

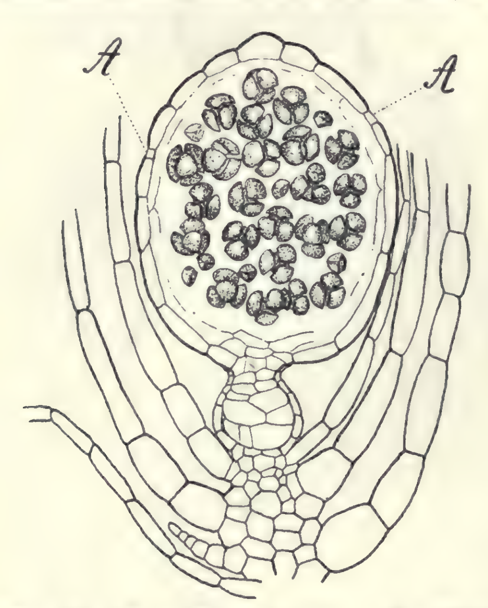


Fig. 253. Nanomitrium tenerum. Längsschnitt durch ein fast reifes Sporogon. *A* Annulus, die Sporen hängen noch in Tetraden zusammen, die Zellen des Amphitheciums sind mit Ausnahme der Wandschicht fast alle aufgelöst; die Columella ist ganz verschwunden. Stark vergr. (120/1).

Für die ferneren Lebenserscheinungen des Sporogons kommt in Betracht einmal die Ernährung desselben, und dann die Art und Weise, wie die Sporen ausgestreut werden.

a) Ernährungsverhältnisse.

Dafs in den ersten Entwicklungsstadien die sämtlichen Moosembryonen wie Parasiten von der Moospflanze ernährt werden, ist selbstverständlich. Ihr unterer, zuweilen angeschwollener Teil, der „Fufs", dient als Haustorium und ist dazu in manchen Fällen, so bei Diphyscium [1]) und Buxbaumia, mit besondern schlauchförmigen Auswüchsen versehen, welche durch Querwände gefächert und sogar verzweigt sein können, also mit

[1]) Goebel, Flora 76. Bd. (Ergbd. z. Jahrg. 1892 p. 103).

den Rhizoïden übereinstimmen. Betreffs der Wasseraufnahme bleibt bei den meisten Moosen das Sporogon auch dauernd auf die Mutterpflanze angewiesen [1]), doch giebt es Formen, wie Eriopus remotifolius, die offenbar Wasser durch die am Sporogonstiel reichlich vorhandenen haarförmigen Auswüchse aufnehmen.

Eriopus ist aufserdem noch durch eine andere Eigentümlichkeit merkwürdig, nämlich dadurch, dafs es mit Rhizoïden versehene Sporogonien besitzt, der einzige mir bekannt gewordene Fall eines durch nach aufsen tretende Rhizoïden bewurzelten Sporogons. Die Rhizoïden finden sich da, wo das Sporogon der (meist kragenförmig verdickten) Vaginula aufsitzt. Sie entstehen durch Auswachsen der oberflächlichen Zellen, es sind Zellreihen, mit teils schiefen, teils geraden Wänden, die ein dichtes Geflecht bilden und teilweise auch aufsen an der Vaginula herunterwachsen. Aufserdem dringen Rhizoïden aber auch in die Vaginula von obenher ein, sie legen sich dem aus grofsen, inhaltsreichen Zellen bestehenden Fufs des Sporogons an. Ob sie auch zwischen seine Zellen eindringen, habe ich bei dem spärlichen Material, das mir zur Verfügung stand, nicht ermitteln können. Man könnte dies Verhalten zu den kühnsten phylogenetischen Schlufsfolgerungen verwenden — ein sich bewurzelndes Moossporogon brauchte ja nur noch an der Spitze weiter zu wachsen, sich zu verzweigen etc., um eine Annäherung an das Verhalten der ungeschlechtlichen Generation der Pteridophyten zu erreichen. Meiner Ansicht nach wäre eine solche Folgerung verfehlt. Es liegt hier offenbar nur eine, allerdings merkwürdige Anpassung vor. Diese steht damit im Zusammenhang, dafs an der Grenze zwischen „Fufs" und Seta des Sporogons frühe schon Zellen braun werden, und, wie es scheint, absterben. Dadurch mufs die Stoffleitung erschwert, resp. unterbrochen sein. Dem wird dadurch abgeholfen, dafs nach aufsen Rhizoïden entwickelt werden zur Wasseraufnahme (der auch die Haare des Sporogonstieles dienen werden), nach innen zur Ausbeutung der im „Fufs" enthaltenen Materialien.

Was die sonstige Ernährung der Sporogonien anbelangt, so ist mit Recht in einer Reihe neuerer Arbeiten, namentlich von Haberlandt [2]) betont worden, dafs viele Laubmoossporogonien eine eigene Assimilationsarbeit aufweisen. Sie sind ausgerüstet mit chlorophyllhaltigem Assimilationsgewebe, das bei den verschiedenen Formen in sehr ungleichem Mafse entwickelt ist, bei einigen aber sich der Form des Pallisadenparenchyms nähert. Bei so einfach organisierten Sporogonien wie dem von Nanomitrium kommt die Assimilation der chlorophyllhaltigen Wandschichten des Sporogons offenbar kaum in Betracht, ebenso bei einer Anzahl anderer Moose mit kleinen Kapseln (z. B. auch Eriopus). Bei andern dagegen ist Assimilationsgewebe vorhanden, teils in der Kapselwand, teils in dem Teile des Sporogons der zwischen Kapsel und Stiel liegt, und der als Apophyse bezeichnet wird [3]). Hier befinden sich auch bei vielen Moosen Spaltöffnungen von ganz demselben Bau wie bei

[1]) Es findet sich in der Seta vielfach ein ventraler Strang dünnwandigen protoplasmalosen Gewebes, der offenbar der Leitung dient (vgl. Vaizey, The transpiration of the sporophore of the Musci. Annals of botany Vol. I p. 73 und on the Anatomy and development of the sporophore of the Musci, Journ. Linn. Soc. Vol. XXIV). V. nennt das betr. Gewebe „Leptoxylem".

[2]) A. a. O.

[3]) Ich stimme Haberlandt bei, wenn er die Apophyse der Seta zurechnet, nicht der Kapsel.

den höheren Pflanzen[1]), sie stellen die Ausmündungsgänge der zahlreichen Intercellularräume des Gewebes dar und ermöglichen so einen Gasaustausch und Transpiration. Ihre verschiedene Ausbildung ist hier nicht zu erörtern. Erwähnt sei nur, dafs sie bei Sphagnum rudimentär bleiben, was wohl darauf hindeutet, dafs Sphagnum von einer Form abstammt, deren Sporogonien, aus dem Archegonienbauch heraustretend, eine Assimilationsthätigkeit entfalteten, sich dem Verhalten der Mehrzahl der Laubmoossporogonien also mehr näherten, als es jetzt der Fall ist. Überhaupt ist Sphagnum, wie wir auch bei Betrachtung der Keimungserscheinungen gesehen haben, offenbar keine primitive, sondern eine stark umgebildete Form; auch das Verhalten der Antheridienbildung würde, wenn man LEITGEBS Anschauungen gelten läfst, darauf hindeuten. Wie dem nun auch sei, jedenfalls ist es merkwürdig, dafs bei den Bryophyten wiederholt (bei Anthoceros und verschiedenen Laubmoosreihen) die Bildung von Spaltöffnungen aufgetreten ist, die denen der Samenpflanzen ganz entsprechen.



Fig. 254. Polytrichum commune. *rh* Rhizoïden (aber nur ein kleiner Teil, die andern sind abgerissen); *s* Seta; *c* Calyptra; *ap* Apophyse; *d* Deckel. Nat. Gr. (Lehrb.)

Besonders merkwürdig ist die Entwicklung der Apophyse bei manchen Splachnum-Arten, speciell spl. rubrum und luteum[2]) (Fig. 255, *I, II),* bei denen die Apophyse zu einem schirmförmigen Kragen auswächst, der in seinem Bau einem dorsiventralen Blatte gleicht, das Spaltöffnungen nur auf der Oberseite besitzt; später wirkt, wie wir sehen werden, die Apophyse indirekt auch bei der Sporenaussaat mit. Auch andere Splachnaceen haben übrigens die „Tendenz", die Apophyse stark zu entwickeln, eine Eigentümlichkeit, die bei den genannten Arten zu dem höchst merkwürdigen Gebilde sich gesteigert hat.

b) Einrichtungen zur Sporenverbreitung[3]).

Die ganze Gestaltung der Sporogonien zielt, wie wir sahen, auf Sporenbildung einerseits, auf die Sporenverbreitung andererseits. Es wurde oben schon erwähnt, dafs die einfachsten Bauverhältnisse der Sporogonien sich da finden, wo wenige und verhältnismäfsig grofse Sporen im Sporogon enthalten sind, während wir dort, wo viele Sporen gebildet werden, oft sehr verwickelte Einrichtungen treffen, welche auf eine allmähliche Sporenaussaat hinzielen. Bei den meisten Phascaceen sind Einrichtungen zur Sporenverbreitung nicht vorhanden, sie sind „kleistokarp", das Sporogon öffnet sich nicht,

[1]) Vgl. darüber aufser den angeführten Arbeiten auch VUILLEMIN, Sur les homologies des mousses; BÜNGER, Beiträge zur Anatomie der Laubmooskapsel, Bot. Centralblatt 1890 Bd. XLII.

[2]) Vgl. VAIZEY, On the morphology of the sporophyte of Splachnum luteum. Annals of botany Vol. V p. 1.

[3]) Vgl. GOEBEL, Über die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen. Flora 80. Bd. (1895) p. 459 ff.

sondern verwittert [1]); da die Sporogonien von Ephemerum u. a. sich leicht ablösen, können sie durch Regengüsse in toto fortgeschwemmt werden. Ob die lebhaft rote Färbung der Sporogonien von Eph. serratum etwa zu einer Verschleppung durch Tiere in Beziehung steht, wäre näher zu untersuchen. Merkwürdig ist, dafs, wie ich nachgewiesen habe, schon bei den Phascaceen eine Gattung sich findet, deren Sporogonien durch einen Deckel sich öffnen, wobei auch ein freilich nur rudimentärer Annulus sich findet, es ist dies das oben mehrmals erwähnte Nanomitrium (Fig. 253),

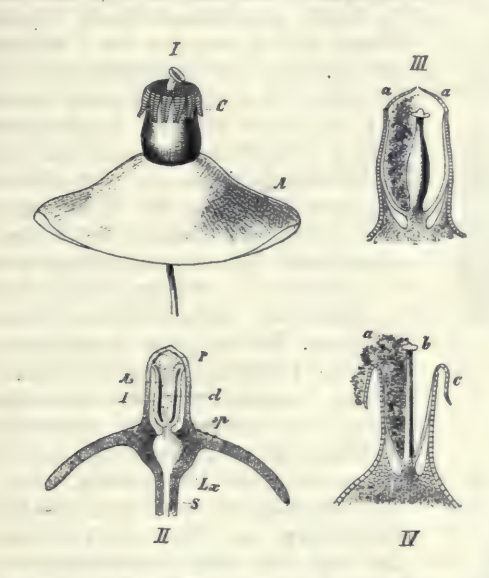


Fig. 255. *I* Splachnum luteum (nach Hedwig). Geöffnete Kapsel mit Apophyse *A* (ca. 3 mal vergr.). *II* Längsschnitt durch eine ungeöffnete Kapsel nach Vaizey; *Sp* Spaltöffnungen; *As* Archespor; *cl* Columella; *S* Seta; *Lx* „Leptoxylem"; *P* Peristom; *c* Columella; *A* Archespor; *S* Seta. *III, IV* Schema für die Öffnung der Splachnumkapsel, nach Bryhn.

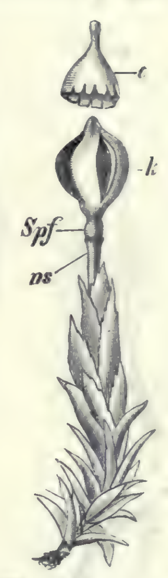


Fig. 256. Andreaea petrophila. *ps* Pseudopodium; *spf* Sporogonfufs; *k* Kapsel, mit 4 Spalten geöffnet; *c* Calyptra. Vergr. 12. (Lehrb.)

was uns zeigt, dafs ein strenger Unterschied zwischen kleistokarpen und stegokarpen (deckelfrüchtigen) Moosen nicht gemacht werden kann. Zu den letzteren gehört die grofse Mehrzahl der Moose. Indes ist zunächst das abweichende Verhalten von Andreaea, deren Sporogonien man als „schizokarp" bezeichnen kann, erwähnt. Es findet hier keine Deckelbildung statt, vielmehr sind in der Sporgonwand im mittleren Teil des Sporogons 4—6 Trennungslinien angelegt, an denen das Sporogon sich beim Austrocknen öffnet (Fig. 256), beim Befeuchten findet ein Verschlufs der Spalten statt. Da die Sporenmasse feucht ist, so klebt sie den Klappen an, und die Sporen werden dann in dem Mafse, wie sie austrocknen, allmählich durch Luftströmungen weggeführt.

Bei den stegokarpen Moosen löst sich der obere Teil der Kapsel als Deckel ab. Es ist die Ablösungsstelle in charakteristischer Weise

[1]) Betreffs Phascum subulatum und Physcomitrella patens vgl. a. a. O. p. 404. Es sei hier ausdrücklich betont, dafs ich die Einteilung der Moose in kleistokarpe und stegokarpe für eine rein künstliche halte, kleistokarpe Formen kommen in verschiedenen Verwandtschaftsreihen der Moose vor.

ausgebildet. Die Vorgänge, welche die Ablösung bedingen, sind noch nicht nach allen Richtungen hin eingehend untersucht, sie sind bei den einzelnen Gruppen auch ziemlich verschieden[1]). Meist findet sich ein „Annulus“, d. h. ein Ring aus einer oder mehreren übereinander liegenden Zellanlagen bestehend, die ausgezeichnet sind durch ihren Schleimgehalt. Der Schleim wirkt als Wasserspeicher und bedingt, dafs die Ringzellen beim Austrocknen weniger schrumpfen als andere Teile der Kapsel, wodurch Spannungen entstehen, die zu Rissen in der Kapselwand führen. Damit ist bei manchen die Funktion des Ringes der Hauptsache nach beendigt, bei den Hypnum-Arten z. B. bleibt er mit der Kapsel beim Öffnen in Verbindung oder löst sich in kleinen Stücken ab. Bei andern dagegen rollt sich der Ring, nachdem durch die Risse in der Kapselwand Feuchtigkeit eingedrungen ist, als Ganzes ab vermöge der Volumveränderung, welche die schleimhaltigen Zellen beim Quellen erfahren. Betreffs zahlreicher Einzelheiten, namentlich des merkwürdigen Verhaltens von Tetraphis, Buxbaumia u. a. verweise ich auf die angeführte Abhandlung.

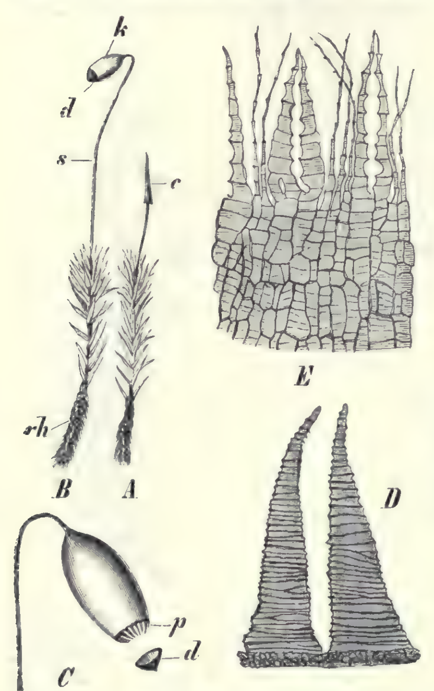


Fig. 257. Mnium hornum. *A* Pflanze mit jungem, *B* mit reifem, aber noch nicht entdeckeltem Sporogon, *C* entdeckelt; *c* Calyptra; *d* Deckel; *k* Kapsel; *p* Peristom; *s* Seta; *rh* Rhizoïdenbüschel. *E* Inneres Peristom (vergr.) mit Zähnen und feinen Schleuderfäden. *D* zwei Zähne des äufseren Peristoms (vergr.). (Lehrb.)

Mannigfach sind auch die Einrichtungen zur Sporenverbreitung, die wir bei den deckelfrüchtigen Moosen antreffen. Zunächst handelt es sich darum, die Kapsel über das Stämmchen möglichst emporzuheben, was entweder durch Bildung eines Sporogonstieles (der „Seta“) geschieht oder durch Bildung eines Pseudopodiums, wie bei Sphagnum und Andreaea, d. h. einer stielähnlichen Verlängerung der Sprofsachse unmittelbar unterhalb des befruchteten Archegoniums. Bei Moosen, die auf Baumstämmen oder nackten Felsen leben, ist der Stiel meist sehr kurz — sie sind relativ starken Luftströmungen ausgesetzt gegenüber den an bedeckten Standorten wachsenden. Namentlich aber kommt die Beschaffenheit der Kapselmündung in Betracht, die Frage, ob ein Mundbesatz, ein Peristom, vorhanden ist oder nicht. Einen grofsen Teil der nacktmündigen Moose hat man früher in einer besonderen Gattung Gymnostomum zusammengefafst, später aber erkannt, dafs solche Formen sich in verschiedenen Verwandtschaftskreisen finden können. Freilich können wir bei den meisten kaum eine Vermutung darüber äufsern, ob der Peristommangel ein primärer oder auf Rückbildung beruhender ist,

[1]) Vgl. H. Dihm, Untersuchungen über den Annulus der Laubmoose. Flora 79. Bd. (Ergbd. z. Jahrg. 1894 p. 286).

wie denn überhaupt die „Phylogenie“ des Moosperistoms eines der dunkelsten Gebiete ist[1]), bei Nanomitrium z. B. werden wir den Mangel eines Peristoms als einen primären betrachten, bei Orthotrichum gymnostomum liegt die Annahme einer Rückbildung nahe, da die verwandten Arten alle mit Peristom versehen sind und man auch bei dieser ein rudimentäres Peristom findet (vgl. Flora 1895 p. 472). In biologischer Beziehung ist der Mangel eines Peristoms meist leicht verständlich, es handelt sich meist um kleine Kapseln mit enger Mündung (z. B. Schistostega, Hymenostomum, Pottia, vgl. die Angaben a. a. O.), und die Sporen haften bei einigen vermöge der Verdickungen der Sporenwand zusammen, so dafs sie nur allmählich weggeführt werden.

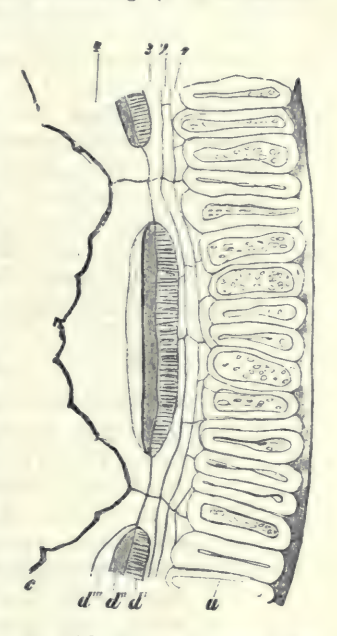


Fig. 258. Mnium hornum (nach Strasburger). Teil eines Querschnittes durch die Kapselwand in der Nähe des Ringes. *a* Schleimhaltige Annulus-Zellen; *1, 2, 3, 4* Zellschichten des Amphitheciums; *d'* die in der dritten, *d''* die in der vierten gebildete partiäre Wandverdickung (Zahn des äufseren Peristoms); *e* Inneres, an seiner Basis als Haut erscheinendes Peristom. (Lehrb.)

Eine, soweit bis jetzt bekannt, isolierte Stellung (betr. Phascum patens, vgl. die a. a. O. angeführte Angabe Hedwigs) nimmt betreffs der Sporenverbreitung Sphagnum ein[2]). Wenn die reifen Kapseln der Torfmoose austrocknen, so explodieren sie, wie schon Bridel bekannt war, mit hörbarem Geräusch, wobei Deckel und Sporen auf ziemlich weite Entfernung (bis 10 cm) abgeschleudert werden; es geschieht dies an sonnigen Tagen, da die Sonne das Austrocknen der Kapseln befördert. In diesen ist die Columella vertrocknet und durch Luft ersetzt. Beim Austrocknen wird der Längsdurchmesser der Kapseln nicht verändert, wohl aber der Querdurchmesser beträchtlich verkleinert. Die vorher annähernd kugelige Gestalt der Kapseln nähert sich der cylindrischen, dadurch wird die Luft in der Kapsel unterhalb der Sporenmasse komprimiert. Der Deckel ist von festerem Gefüge, zieht sich nicht oder doch viel weniger zusammen als die Kapsel. Dadurch mufs eine Spannungsdifferenz entstehen, welche dazu führt, dafs der Deckel an der dazu vorgebildeten Stelle (dem „Annulus“) von der Kapsel abreifst und nun samt der Sporenmasse durch die komprimierte Luft wie aus einem pneumatischen Gewehre losgeschossen wird.

Die Sporenentleerung erfolgt hier also auf einmal, aber mit beträchtlicherem Kraftaufwand, der die Zerstreuung sichert, aufserdem nicht bei feuchtem Wetter, da dies das Austrocknen der Kapseln verhindert. Wo ein Peristom vorhanden ist, verhindert es das Eindringen von Feuchtigkeit in die Kapseln und wirkt bei der Sporenaussaat mit. Seiner Entstehung nach gehört es stets dem Amphithecium an und besteht, abgesehen von

---

[1]) Das auch durch die Abhandlung von Philibert „sur le peristome des mousses“ nicht als aufgeklärt betrachtet werden kann (vgl. Revue bryologique).

[2]) Vgl. Nawaschin, Über die Sporenausschleuderung bei den Torfmoosen. Flora 83. Bd. Jahrg. 1897 p. 151 ff.

Tetraphis und den Polytrichaceen, stets aus Trümmern von Zellmembranen, d. h. den verdickten Teilen derselben, während die dünnen zerstört werden.

Es lassen sich verschiedene Typen unterscheiden, von denen die hauptsächlichsten nach biologischen Gesichtspunkten hier angeführt werden sollen. Indes lassen sich die einzelnen Gruppen nicht scharf voneinander sondern.

A) Bei der Sporenaussaat nur das Peristom beteiligt.

I. Das Peristom dient nur als hygroskopischer Verschlufs der Kapsel: die Peristomzähne biegen sich bei Befeuchtung über die Kapselöffnung und verschliefsen sie, bei Trockenheit sind sie zurückgeschlagen. Das Peristom ist ein einfaches, z. B. bei Weissia-Arten u. a.

Bei Barbula ist eine eigenartige Modifikation dieses Typus vorhanden. Die 32 Peristomzähne sind hier schon in der Kapsel schraubig gekrümmt, sie schliefsen eng aneinander und sind bei manchen Arten, z. B. bei B. subulata, im unteren Teile zu einer Haut verbunden. Beim Austrocknen winden sich die Peristomzähne oben zu einem Schopf zusammen, an der Basis treten sie auseinander und gestatten so den Austritt der Sporen. Bei dem verwandten Trichostomum bilden die haarförmigen Peristomzähne ein Sieb, welches nur eine allmähliche Sporenentleerung zuläfst.

Dies leitet uns über zu einer weiteren Gruppe.

II. Das Peristom sichert aufserdem auch die allmähliche Entleerung

1. bei einfachem Peristom

a) durch Entwicklung langer Peristomzähne, die im trockenen Zustand über die Kapselöffnung eingebogen bleiben und so ein Gitterwerk bilden. Hierher eine Anzahl Dicranaceen und Fissidenteen, bei einigen (nach Steinbrinck auch bei Ceratodon purpureus) wurde beobachtet, dafs die langen Peristomzähne zum Abschleudern der Sporen dienen. Sie krümmen sich beim Austrocknen nach innen. Die Sporen haften an den Vorsprüngen der Peristomzähne leicht an (zumal sie ursprünglich noch eine feuchte Masse bilden) und werden dann beim Auswärtsbiegen leicht abgeschleudert;

b) durch Verbundenbleiben der Peristomzähne an der Spitze. Bei Conostomum bilden die Zähne des Peristoms einen Kegel, der 16 Längsspalten hat. Bei Befeuchtung schliefsen sie sich, bei Trockenheit gestatten sie den Austritt. Ich habe mich oft gefragt, ob eine derartige Einrichtung (eine mit Löchern versehene Haut) nicht eigentlich einen primitiveren Typus des Peristoms darstelle als der, bei welchem einzelne Peristomzähne vorhanden sind; wir finden ihn in verschiedenen Moosreihen.

2. Doppeltes Peristom. Dabei ist das innere meist nicht hygroskopisch.

a) Es dient nur zur Verengerung der Kapselmündung, das äufsere nur als Verschlufs.

α) Orthotrichum. Die inneren Peristomzähne in der Trockenheit über die Kapselmündung hergebogen, die äufseren zurückgeschlagen (betreffs abweichender Orthotr.-Arten vgl. a. a. O.) Bei Orthotrichum callistomum hängen die Zähne des Peristoms im Centrum zusammen, sie bilden eine „Streusandbüchse“. Dasselbe ist der Fall

β) bei Fontinalis, wo das innere Peristom ein zierliches Gitterwerk bildet, und bei Cinclidium, wo es eine Kuppel darstellt,

an deren Basis 16 Öffnungen sich finden, welche von den äufseren Peristomzähnen bei Befruchtung gerade verschlossen werden.

γ) Bei Funaria hängen die äufseren Peristomzähne an der Spitze zusammen, sie bilden dort ein Sieb. Die inneren Peristomzähne biegen sich so, dafs sie die Stellen verengern, wo die Spalten zwischen den äufseren Peristomzähnen am breitesten sind. Bei Befeuchtung werden die Spalten (durch Bewegungen des äufseren Peristoms) vollständig geschlossen.

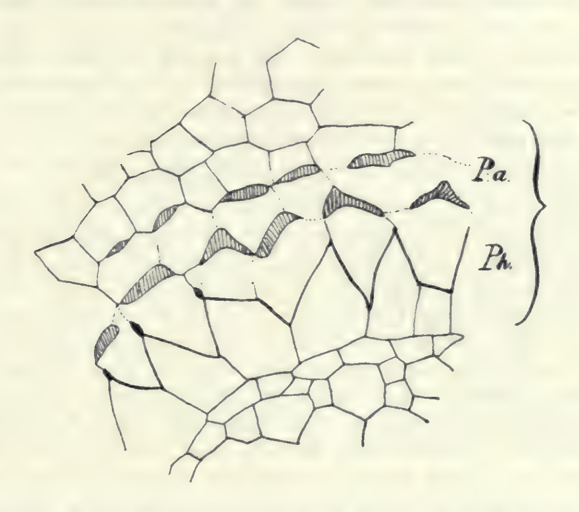


Fig. 259. Buxbaumia indusiata. Querschnitt durch das (noch nicht ganz fertige) Peristom. *Ph* Peristomhaut; *Pa* äufseres Zahnperistom.

δ) Buxbaumieen-Typus: das innere Peristom ein aus einer gefalteten Haut bestehender, mit enger Mündung versehener Trichter. Dieser ist bei Diphyscium und Buxbaumia aphylla allein vorhanden, bei Buxbaumia indusiata finden sich aufserdem noch Spuren (in Gestalt kleiner Zähne, Fig. 259) eines äufseren Peristoms, dessen Funktion unbekannt ist. — Wie a. a. O. nachgewiesen wurde, entsteht das Faltenperistom der Buxbaumiaceen durch einen besonderen Teilungsprozefs in einer ringförmigen Zellenlage [1]), die wir als die Ursprungsstelle des Peristoms zu betrachten haben.

Wahrscheinlich läfst sich bei allen Moosen das Peristom seinem Ursprung nach auf die innerste Zellschicht des Amphitheciums zurückführen, die aber ihrerseits (z. B. bei den Buxbaumiaceen und Polytrichaceen) Teilungen erfahren kann; es wäre, wenn das allgemein zutrifft, also eine gewisse Analogie mit dem Archespor vorhanden, das auch bei allen Moosen als e i n e Zellschicht angelegt wird. Indes bedarf diese Frage noch weiterer Untersuchung. Jedenfalls zeigt die Verschiedenheit der Peristombildung innerhalb der e i n e n

[1]) Sie ist in Fig. 259 durch die Klammer bezeichnet, man mufs sich die Teilungswände wegdenken.

Gattung Buxbaumia wieder, wie schon aus andern Gründen betont wurde, dafs sie offenbar eine sehr alte ist.

Der Peristomtrichter bedingt natürlich, dafs die Sporen nur allmählich heraustreten können, und zwar werden sie herausgeblasen, wenn auf die Oberseite der dorsiventralen Diphysciumkapsel ein Regentropfen etc. fällt[1]). Die Ablösung der dicken äufseren Membranschichten bei Buxbaumia indusiata (welche daher ihren Namen hat) macht hier gleichfalls das Blasebalgspiel möglich.

b. Inneres Peristom dient auch zur Abschleuderung der Sporen. Dies wurde beobachtet bei einer Anzahl Bryaceen, Hypnaceen und Mniaceen. Die Mündung der Kapseln ist hier meist nach unten gerichtet; die Sporen gelangen so in den Peristomtrichter, fallen aber zunächst noch nicht heraus, sie werden durch die Schleuderfäden des inneren Peristoms abgeschleudert.

B) Auch die Columella wirkt bei der Sporenaussaat mit.

1. Dies ist schon bei manchen peristomlosen Formen, wie Pottia truncata, bei denen durch die stehenbleibende Columella die Kapselmündung verengert und so die Sporenaussaat verlangsamt wird, wie auch bei den Splachnumarten[2]) (Fig. 255, III u. IV) der Fall. Die Columella hat oben eine scheibenförmige Erweiterung, sie tritt, wenn die Kapsel einschrumpft, hervor, wobei sie sich nach Bryhn noch streckt, wodurch die Sporenmasse zum Teil herausgeprefst wird; diese ist aber, wie bei vielen andern Moosen, zunächst noch klebrig. Das Peristom schlägt sich zurück; bei feuchter Luft streckt sich die Urne wieder[3]) und das Peristom schliefst sich. Merkwürdig ist nun, dafs hier die Sporen nach Bryhns Beobachtung durch Fliegen verbreitet werden, welche wahrscheinlich durch die lebhafte Farbe, welche — wie schon der Artname besagt — speciell bei Splachnum luteum und rubrum, die Apophyse besitzt, angelockt werden. Diese Thatsache erklärt, wie die Splachnaceensporen auf ihre eigentümlichen Standorte (Tierleichen, resp. Tierexkremente) gelangen. Diese werden ja bekanntlich von Fliegen zur Eiablage besucht und dabei auch die Splachnaceensporen übertragen. Es ist dies der einzige bis jetzt sicher konstatierte Fall der Sporenübertragung durch Tiere bei Moosen, es ist aber sehr wahrscheinlich, dafs noch andere vorkommen.
2. Tetraphis-Typus. Die reifen Kapseln von Tetraphis pellucida (und verwandten Formen) haben ein aus vier Zähnen bestehendes Peristom, die im trockenen Zustand nur verhältnismäfsig kleine spaltenförmige Zwischenräume zwischen sich lassen, im befruchteten diese verschliefsen. Diese Zähne sind aber nicht Membranstücke, sondern der ganze obere Teil der Kapsel (abgesehen vom Deckel) spaltet sich in vier Stücke, die Columella wirkt also bei Bildung der Peristomzähne mit. Man kann aber (vgl. a. a. O. p. 482) auch hier die

[1]) Vgl. auch meine Notiz: Über Sporenverbreitung durch Regentropfen. Flora 1896 p. 480.

[2]) Ich hatte auf das Verhalten von Splachnum nach Untersuchung toten Materials hingewiesen (Flora 1895 p. 481). Die späteren Angaben von Bryhn, dem meine Mitteilung offenbar unbekannt blieb (Beobachtungen über das Ausstreuen der Sporen bei den Splachnaceen, Biol. Centralbl. 1897 p. 48), stimmen damit im wesentlichen überein.

[3]) Wie von mir a. a. O. hervorgehoben worden, sind Volumveränderungen der Sporogonwand auch sonst für die Sporenverbreitung von Bedeutung, aber noch näher zu untersuchen.

charakteristisch verdickte Zellschicht nachweisen, die sonst allein zur Peristombildung benutzt wird — es ist wie sonst die innerste Zellschicht des Amphitheciums.

3. Polytrichaceen-Typus. Allen Polytrichaceen gemeinsam ist es, daß, wie oben schon erwähnt, die Peristomzähne aus ganzen, toten Zellen bestehen. Diese Zellen entstehen durch weiter als bei den Buxbaumiaceen gehende Teilungen in den Peristommutterzellen. Bei Dawsonia, einer in ihren vegetativen Charakteren mit Polytrichum nahe verwandten Gattung, finden wir als Peristom einen langen, aus zahlreichen Borsten gebildeten Schopf. Diese Borsten sind gegliedert durch gewöhnlich schief stehende Querwände. Ich hatte neuerdings Gelegenheit, in Australien zwei Dawsonia-Arten (die prachtvolle große D. superba und die kleinere D. polytrichoïdes) zu untersuchen und bemerke — betreffs der Einzelheiten auf eine spätere Mitteilung verweisend — hier nur Folgendes. Die Kapseln sind bei beiden dorsiventral wie bei Diphyscium. Sie besitzen eine flache und eine gewölbte Seite. Ursprünglich stehen sie aufrecht, dann biegen sie sich so um, daß sie annähernd horizontal stehen. Die Sporen können hier durch dieselbe Blasebalgeinrichtung wie bei Diphyscium entleert werden, jede Erschütterung genügt, um die Sporen durch die Zwischenräume des pinselförmigen Peristoms herauszutreiben; die Sporen sind sehr klein, dem entspricht auch der Bau des Peristoms.

Wenn teilweise angegeben wird[1]), die Columella nehme bei Dawsonia an der Bildung des Peristoms teil, so muß ich dagegen bemerken, daß meine früher gegen diese Angabe gerichteten Zweifel

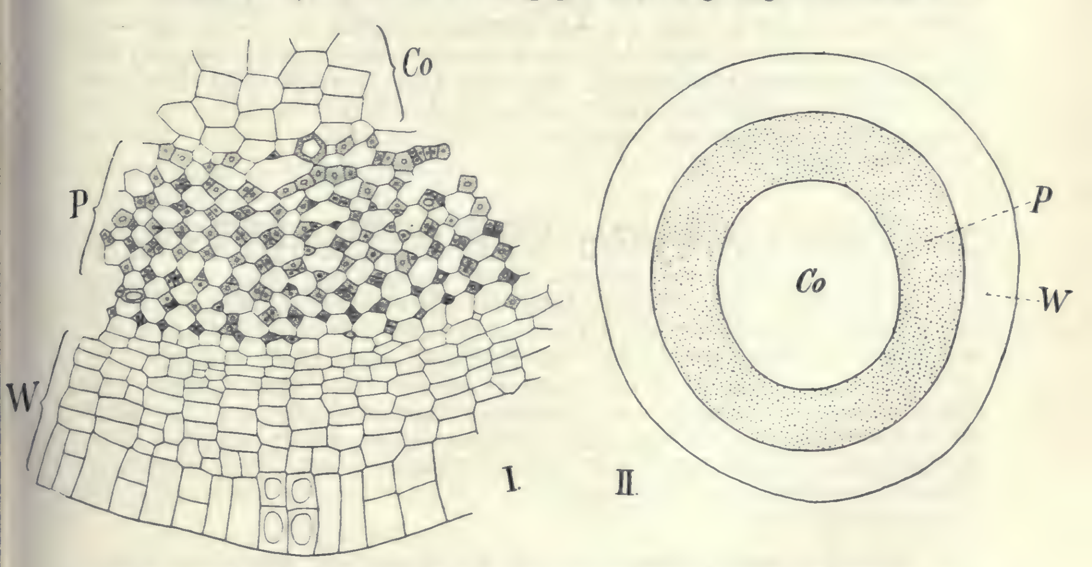


Fig. 260. Dawsonia superba. *I.* Teil des Querschnitts durch die Peripherie des oberen Kapselteiles. *P* Peristom, *Co* Columella, *W* Wandschicht. *II.* Der ganze Querschnitt bei schwächerer Vergr. Peristom punktiert.

[1]) HOOKER (Musci exotici), Tab. CLXII, bildet bei Dawsonia polytrichoïdes von der Columella entspringende Peristomborsten ab. Ich habe derartiges nie gesehen.

sich durch die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung durchaus bestätigt haben. Wenngleich eine äußerlich scharfe Abgrenzung zwischen Peristom und Columella nicht stattfindet, so sind beide doch als gesonderte Gewebe deutlich zu erkennen. Das Peristom geht hervor aus einer ringförmigen (in Fig. 260 *II* punktierten) Zone, die ihrerseits offenbar ihre Entstehung der tangentialen Spaltung einer oder weniger Zellschichten verdankt. Von den ursprünglich gleichartigen Zellen werden kleinere Zellen abgeschnitten (Fig. 260 *I*) — was an den für Diphyscium und Buxbaumia beschriebenen Vorgang erinnert — und diese erhalten stärkere Wandverdickung. Diese übereinander gestellten Zellen bilden dann die oben erwähnten Peristomborsten, welche durch das Zugrundegehen der zartwandigen Zellen vereinzelt werden.

Bei den übrigen Polytrichaceen haben wir den Typus der Porenkapsel; die Kapselöffnung ist durch eine aus der Columella entstandene, später der Zerstörung anheimgefallene Haut, das Epiphragma, verschlossen. Die mit dem Epiphragma in Verbindung stehenden Peristomzähne bestehen aus Bündeln meist hufeisenförmig gekrümmter Zellen. Es spricht sich in Bau und Entstehung des Peristoms der Polytrichaceen offenbar ein von dem primitiven weit entfernter Typus aus.

Blicken wir auf die hier nur kurz erörterten, wunderbar mannigfaltigen Einrichtungen zur Sporenverbreitung zurück, so sehen wir, daß wir die Leistungen dieser Einrichtungen jetzt wohl im großen und ganzen übersehen können, nicht aber das Zustandekommen derselben in den einzelnen Verwandtschaftsgruppen der Moose, deren Zusammenhang übrigens auch noch sehr der Aufklärung bedürftig ist. Dies Problem hat aber — obwohl es mehr Aussicht auf Lösung bietet — weniger zu Erörterungen gereizt als das des Zusammenhanges zwischen den Bryophyten und der nächsthöheren Gruppe, der der Pteridophyten. Es wird auf diese Versuche wenigstens zum Teile einzugehen sein, obwohl sie positive Resultate nicht aufzuweisen haben.

B. Pteridophyten und Samenpflanzen.

Einleitung. Wie bei den Bryophyten gliedert sich bekanntlich auch bei Pteridophyten und Samenpflanzen der Entwicklungsgang in eine geschlechtliche Generation (den „Gametophyten") und eine ungeschlechtliche (den „Sporophyten"). Bei den Samenpflanzen aber versteckt sich der Generationswechsel in der Bildung des Samens, einer eigenartigen Weiterentwicklung der Makrosporangien. Daraus ergab sich die Notwendigkeit, zunächst nur die Geschlechtsgeneration der Pteridophyten zu besprechen, diejenige der Samenpflanzen dagegen an die Schilderung der Sporangienentwicklung anzuknüpfen.

1. Geschlechtsgeneration der Pteridophyten[1].

Für die Bryophyten waren wir zu der Anschauung gelangt, daß ihre Geschlechtsgeneration, von einfachen Gestaltungsverhältnissen ausgehend,

---

[1]) Da die Litteratur bei CAMPBELL (Mosses and ferns) sowie neuerdings von SADEBECK (Einleitung zu den Pteridophyten in ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien) ausführlich angegeben ist, so sehe ich hier von allgemeinen Litteraturangaben ab.

sich in verschiedenen Reihen zu höher entwickelter Gestaltung ausgebildet habe, und daß selbst äußerlich übereinstimmende Bildungen, wie z. B. die Blattbildung, in verschiedenen Reihen ganz unabhängig voneinander zustande gekommen seien. Gemeinsame Züge dagegen fanden wir im Bau der Sexualorgane, obwohl auch hier, wie wir sahen, keine vollständige Gleichförmigkeit herrscht.

Dieselben Fragen kehren wieder bei den Pteridophyten; die Organbildung der Geschlechtsgeneration ist hier indes keine so mannigfaltige als bei den Bryophyten; es hängt dies, wie wir sehen werden, zusammen mit der Kurzlebigkeit der als „Prothallium" bezeichneten Geschlechtsgeneration und mit den Rückbildungen, welche diese erfahren hat. Ehe aber auf die Gestaltungsverhältnisse näher eingegangen wird, ist auch hier zunächst der Bau der Sexualorgane zu erörtern.

§ 1. **Bau und Entwicklung der Sexualorgane.**

a) Antheridien.

Die Antheridien sind die Bildungsstätten der Spermatozoiden. Diese sind bei allen Bryophyten (vgl. p. 237) insofern übereinstimmend gestaltet, als sie mit zwei Cilien versehen sind; wir wollen sie als „biciliat" bezeichnen. Bei den Pteridophyten lassen sich dagegen nach dem Bau der Spermatozoen zweierlei Gruppen unterscheiden:

1) polyciliate Pteridophyten
Farne,
Equiseten,
Isoëteen.
Dazu gehören ferner: Cycadeen und Ginkgoaceen.

2) biciliate Pteridophyten
Lycopodinen[1]),
Selaginellaceen.
Hier schließen sich offenbar an die mit nur passiv beweglichen männlichen Sexualzellen versehenen Coniferen (vielleicht auch Gnetaceen).

Der Bau der Sexualzellen ist zweifellos von großer systematischer Bedeutung, da er innerhalb der Gruppen, die wir als natürliche erkennen, im wesentlichen konstant ist. Wir wissen zwar, daß die Zahl der Cilien bei den Schwärmsporen einiger Algen bei einer und derselben Art, z. B. Ulothrix, eine verschiedene sein kann, insofern als die Makrozoosporen vier, die Mikrozoosporen zwei Cilien haben, aber auch hier ist innerhalb der zwei Kategorien (Makro- und Mikrozoosporen) die Zahl eine fast konstante[2]). Und da dies schon bei so niederen Gruppen der Fall ist, so werden wir den Bau der Spermatozoen als ein sehr altes und systematisch sehr wichtiges Merkmal betrachten müssen. Es ist aber wahrscheinlich, daß innerhalb der polyciliaten Pteridophyten wieder verschiedene Entwicklungsreihen sich finden, jedenfalls werden wir dieselben aber als von den biciliaten sehr frühzeitig getrennt zu betrachten haben.

Isoëtes wird gewöhnlich zu den Lycopodinen gestellt, mit denen die ungeschlechtliche Generation einige Eigentümlichkeiten gemeinsam hat,

[1]) Die Spermatozoen sind nur bei Lycopodium, nicht bei Phylloglossum und den Psilotaceen bekannt. Es ist aber höchst wahrscheinlich, daß sie auch bei den letzteren biciliat sein werden.

[2]) Es kommen Schwankungen in der Zahl der Cilien auch vor bei Lycopodium, wo gelegentlich drei auftreten (Bruchmann, Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europ. Lycopodien, p. 32).

z. B. das frühzeitige Erlöschen des Spitzenwachstums des Blattes, die Stellung der Sporangien auf der Blattoberseite, die dichotome Verzweigung der Wurzeln, den Besitz einer „Ligula". Allein das sind doch keine ganz ausschlaggebenden Momente. Die Stellung der Sporangien z. B. variiert auch bei den Farnen, die „Ligula" ist nicht einmal allen Lycopodinen gemeinsam und kommt auch sonst vor; sowohl die geschlechtliche als die ungeschlechtliche Generation zeigt so tiefgreifende Verschiedenheiten von der der Selaginellaceen, daß, seitdem ich zuerst hervorhob, „die beiden als Ligulaten zusammengefaßten Abteilungen haben außer dem Besitz einer Ligula sonst wenig Gemeinsames und würden vielleicht zweckmäßiger als besondere Ordnungen aufgeführt [1]), die Isoëtaceen von verschiedenen Autoren zu den Farnen gestellt worden sind. Meiner Ansicht nach werden sie besser neben den Farnen als eine besondere Gruppe betrachtet werden, die allerdings auch zu den Lycopodinen Beziehungen zeigt.

Der feinere Bau und die Entwicklung der Spermatozoiden können hier nicht näher geschildert werden. Bemerkt sei nur, daß diejenigen von Lycopodium (vgl. Bruchmann a. a. O.), wie es scheint, am einfachsten gebaut sind, d. h. aus einer weniger tiefgreifenden Umbildung der Spermatozoidmutterzelle hervorgehen, als dies in anderen Fällen geschieht. Es sind Gebilde, die mit den Schwärmsporen mancher Algen übereinstimmen: länglich-eiförmige Zellen, die etwas unterhalb ihrer Spitze die zwei Cilien tragen und außer dem Zellkern auch noch deutlich Protoplasma führen; sie scheinen das ganze Plasma der Mutterzelle mitzuführen, während sonst bei der Spermatozoidbildung ein Teil des Plasmas der Mutterzelle unverbraucht zurückbleibt (vielfach als blasenförmiges Gebilde noch mitgeschleppt und dann abgeworfen wird).

Im Bau der Antheridien lassen sich bei den isosporen Pteridophyten zwei, nicht scharf voneinander getrennte Typen unterscheiden: der der ganz oder teilweise eingesenkten und der der freien. Den ersteren finden wir da, wo die Antheridien an Zellkörpern auftreten (bei Equisetum können die Antheridien auch an Zellfäden oder Zellflächen sich bilden, es entsteht dann zur Bildung des Antheridiums zunächst ein Zellkörper, vgl. unten); es ist dies der Fall bei den Lycopodiaceen, Equisetinen, Marattiaceen und Ophioglosseen, auch bei sämtlichen heterosporen Pteridophyten; bei den leptosporangiaten Farnen, bei denen die Antheridien an Zellfäden, Zellflächen (oder an dem Gewebepolster der Prothalliumunterseite) stehen, ragen sie meist annähernd kugelig über das Prothallium hervor, nur in abnormen Fällen finden sie sich auch eingesenkt.

Bei den eingesenkten Antheridien haben wir zu unterscheiden die nach außen abschließende Deckschicht, welche nicht nur als Schutz für die heranreifenden Spermatozoen dient, sondern auch bei der Öffnung der Antheridien beteiligt ist. Sie ist bei Equisetum und den Marattiaceen einschichtig, bei den Ophioglosseen zweischichtig; Lycopodium nimmt insofern eine Mittelstellung ein, als die Deckschicht in der Mitte einschichtig, gegen den Rand hin zwei- (resp. mehr-)schichtig ist. Bei den Marattiaceen und Lycopodium erfährt die ursprünglich aus einer Zelle bestehende Deckschicht charakteristische Teilungen, die eine (von

[1]) Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie. Leipzig 1882, p. 217.

der Fläche gesehen) dreieckige mittlere Zelle ergeben, bei ersteren ist die Antheridienhöhle auch noch umgeben von tafelförmigen, durch perikline Wände von den Nachbarzellen abgeschnittenen Zellen, welche wohl, ähnlich wie die Tapetenzellen der Sporangien oder die „Deckzellen“ der Archegonien mancher Coniferen, den Stofftransport (resp. stoffliche Umsetzungen) zu den Spermatozoidmutterzellen zu besorgen haben. Übrigens gehen die eingesenkten Antheridien (von der oben erwähnten Mantelschicht abgesehen) ebenso wie die freien aus einer Mutterzelle hervor, erst eine genaue Vergleichung der Entwicklungsgeschichte ermöglicht, die Frage nach der Übereinstimmung beider im ganzen Aufbau zu erörtern; zunächst sei nur erwähnt, daß die „freien“ Antheridien überall von einer einzigen Lage von „Wand“-Zellen umgeben sind, manche sitzen auch einem kurzen Stiele auf.

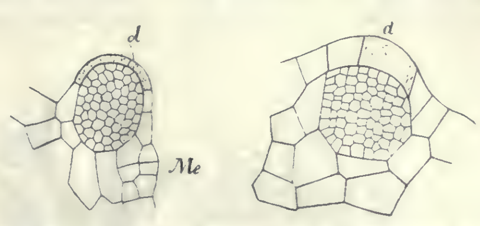


Fig. 261. Längsschnitte durch zwei Antheridien von Equisetum pratense (die Spermatozoidmutterzellen nicht genau gezeichnet). Das links (etwas schwächer vergr. als das rechts) halb, das rechts ganz eingesenkt. *d* Deckschicht, *Me* Meristem.

Man sollte denken, daß bei so oft untersuchten Gebilden, wie dies die Antheridien der Pteridophyten sind, alle Einzelheiten der Struktur und der Lebensvorgänge bekannt seien. Meiner Ansicht nach ist dies durchaus nicht der Fall. Es fragt sich namentlich: was ist die Leistung der Antheridienwand? Bei den Bryophyten wurde nachgewiesen, daß sie nicht nur als schützende Hülle der Spermatozoidmutterzellen dient, sondern beim Öffnungsvorgang der Antheridien aktiv beteiligt ist; wir fanden ferner, daß — soweit bekannt — Leber- und Laubmoose sich verschieden verhalten, indem bei letzteren der Öffnungsvorgang durch eine eng begrenzte Gruppe von Zellen (zuweilen nur eine) der Antheridienwand, die Öffnungskappe, bedingt wird. Bei den Pteridophyten wird nun fast allgemein die früher auch für die Bryophyten für richtig gehaltene Annahme gemacht, daß die Antheridienwand durch die Quellung des Inhalts gesprengt werde. Eine für die Frage nach der Einheitlichkeit des Baues der Antheridien wichtige Vergleichung derselben kann aber nur vorgenommen werden, wenn dieser Punkt aufgeklärt ist. Meiner Ansicht nach (die aber eingehender Prüfung bedarf) wird sich herausstellen, daß auch hier die Wandzellen resp. zuweilen nur eine derselben, durch Quellung eines in ihnen abgelagerten Schleimes (vielleicht auch auf andere Weise) sich aktiv an der Öffnung beteiligen. Am klarsten erscheint mir dies bei den Equiseten. Die Antheridien sind hier, wie wohl in allen anderen Fällen, von einer Cuticula überzogen, die später gesprengt wird. Die Deckschichtzellen, ausgezeichnet durch ihre helle Färbung, weichen auseinander und lassen so eine weite Öffnung entstehen, die bei einigen Arten von den in Gestalt eines „Krönchens“ auseinanderstehenden Deckschichtzellen umgeben ist[1]), so bei E. limosum (vgl. THURET's schöne Abbildung a. a. O.), während bei anderen, z. B. E. pratense (Fig. 262), die Krönchenbildung viel weniger auffallend ist. Ich finde bei dieser Art die Deckschicht gewöhnlich nur in zwei

[1]) Vgl. THURET, Recherches sur les zoospores des algues et les anthéridies des cryptogames. Ann. des sc. nat., bot., 3. Série, T. 16.

Zellen geteilt, die dann in der Mitte auseinanderweichen, etwa wie die beiden Schließzellen einer Spaltöffnung. Bei anderen Arten teilt sich die Deckzelle auch zunächst in zwei (und diese erste Scheidewand bezeichnet die Stelle, wo später die Trennung stattfindet), aber jede der beiden Zellen wird noch weiter durch Antiklinen geteilt. Es sind hier also offenbar noch alle Zellen an der Öffnung beteiligt, was anderen Angaben[1]) gegenüber betont sei, und die Auswärtskrümmung dürfte aus ähnlichen Ursachen erfolgen wie bei den Lebermoosantheridien; dafür, daß die Trennungslinie von vornherein (offenbar durch die Beschaffenheit der betreffenden Membran) vorgezeichnet ist, haben wir unter anderem bei Lebermoossporangien Beispiele kennen gelernt.



Fig. 262. Equisetum pratense, männliches Prothallium, etwa 25 mal vergrößert, von der Unterseite. *A* Antheridien, *d* Deckelzellen derselben. Zwischen den Antheridien und unterhalb derselben findet keine Lappenbildung statt.

Bei Lycopodium ist der Bau der fertigen Antheridien nach den vorliegenden Angaben nicht überall derselbe. Eingesenkt sind die Antheridien bei allen bekannten Arten, und es ist wohl wenig Gewicht darauf zu legen, daß bei L. cernuum, inundatum, Phlegmaria u. a. die Deckschicht aus einer Zellenlage besteht, während bei den von Bruchmann untersuchten Arten diese gegen den Rand hin mehrschichtig wird. Von der Fläche gesehen findet man bei allen untersuchten Arten annähernd in der Mitte der Deckschicht eine kleine dreieckige Zelle, die nach Treub durchbrochen wird, während Bruchmann angiebt, daß einige Zellen der Deckschicht verschleimen und dann die Spermatozoidmutterzellen durch Wasseraufnahme das Antheridium sprengen. Es wäre möglich, daß die einzelnen Lycopodium-Arten sich derart verschieden verhielten, daß im ersterwähnten Falle nur eine der Deckschichtzellen (ähnlich wie bei manchen Laubmoosantheridien)

[1]) Campbell (a. a. O., p. 427) giebt für E. Telmateja an: „There is often a triangular opercular cell recalling the similar cell in these forms“ (Marattia, Osmunda). Ich möchte dazu bemerken, daß die Gestalt der Zelle nicht darüber entscheiden kann, ob sie eine Deckelzelle ist oder nicht; bis jetzt ist bei Equisetum eine solche nicht nachgewiesen (vgl. das oben über E. pratense Gesagte).

durch Schleimbildung gesprengt würde, im letzteren Falle mehrere, was ein primitiveres Verhalten darstellen würde.

Unter den Farnen nähern sich die Marattiaceen-Antheridien denen der Lycopodien namentlich durch den Bau der Deckschicht, der in der Mitte eine besondere dreieckige Zelle zeigt, welche als „Deckelzelle" „abgeworfen" wird[1]).

Die Antheridien der Ophioglosseen sind ausgezeichnet durch eine zweischichtige Deckzelllage, wenigstens ist es so bei den wenigen Vertretern der Ophioglosseen, deren Geschlechtsgeneration bekannt ist: Botrychium Lunaria, Botr. virginianum und Ophioglossum pedunculosum; wir haben oben gesehen, daß eine perikline Spaltung der Deckschicht der Antheridien auch bei Lycopodiaceen — hier aber nicht vollständig und nicht bei allen Arten — auftritt. Indes ist der die Öffnung bedingende Bau der Wand offenbar auch hier unvollständig bekannt. Mettenius[2]) giebt an, „von den beiden die äußere Wand des Antheridiums bildenden Zelllagen werden die Zellen der inneren auseinandergeschoben, und bald darauf wird eine Zelle der äußeren Lage durchbrochen". Jeffrey[3]) sagt: „The spermatozoïds make their way out by means of an aperture formed by the disappearance of two superimposed cells of the outer wall of the antheridium" — wie aber dieser Vorgang sich abspielt, ist ebenso wie bei Ophioglossum unbekannt.

Bei den leptosporangiaten Farnen finden wir normal, wie erwähnt, freie, nicht eingesenkte Antheridien; bei Doodya caudata kommen neben der gewöhnlichen Antheridiengestaltung auch eingesenkte vor, was aber schon als erstes Anzeichen der bei diesem Farn sich an alternden Prothallien findenden pathologischen Veränderung der Sexualorgane zu betrachten sein dürfte[4]).

Der Bau der Antheridien ist im wesentlichen überall derselbe: eine einschichtige Wand umgiebt die Spermatozoidmutterzellen, die Öffnung findet in einer Zelle statt, die wir als Deckelzelle bezeichnen wollen, sie liegt meist auf dem Scheitel des Antheridiums (bei den Osmundaceen z. B. etwas seitlich von demselben). Die feineren Vorgänge des Öffnungsmechanismus sind auch hier unbekannt, wir wissen nur, daß die Öffnung in zweierlei Weise erfolgen kann: entweder wird die Deckelzelle (wohl nach Sprengung der Cuticula) abgehoben oder sie wird durchbrochen und dadurch den Spermatozoen der Austritt ermöglicht. Ersteres ist der Fall bei den Hymenophylleen (soweit untersucht), den Osmundaceen, Cyatheaceen (bei denen die Deckelzelle meist in zwei geteilt ist), Gleicheniaceen, und unter den Schizaeaceen bei Lygodium, bei den Polypodiaceen und Aneimia und Mohria[5]) dagegen reißt die Deckelzelle auf. Es ist also, soweit sich aus den bisherigen Untersuchungen entnehmen läßt, die Art des Öffnens innerhalb eines größeren Verwandtschaftskreises bei den Farnen konstant, mit Ausnahme der Schizaeaceen, unter denen aber

---

1) Jonkman, Die Geschlechtsgeneration der Marattiaceen.

2) Filices horti botanici Lipsiensis, p. 119.

3) The gametophyte of Botrychium virginianum University of Torento studies, biological. series, 1898, No. 1, p. 15.

4) Vgl. Heim, Untersuchungen über Farnprothallien. Flora, Bd. 82, 1896, p. 333. Halb eingesenkt sind die randständigen Antheridien von Ceratopteris.

5) Es ist charakteristisch, daß auch der Zellenaufbau des Antheridiums der beiden letztgenannten Gattungen von dem von Lygodium abweicht, er stimmt bei der letzteren Gattung mit dem Polypodiaceentypus überein.

Lygodium auch sonst, sowohl was seine geschlechtliche als was seine ungeschlechtliche Generation anbelangt, eine Sonderstellung einnimmt.

Die Entwicklungsgeschichte der Antheridien zeigt scheinbar ziemlich große Verschiedenheiten, namentlich zwischen den eingesenkten und den freien Antheridien. Indes ergiebt eine genauere Vergleichung, wie ich nachzuweisen versuchen möchte, daß dieser Unterschied doch weniger groß ist, als es zunächst scheinen könnte. Vor allem nehmen die Spermatozoidmutterzellen stets in beiden Fällen aus einer Mutterzelle ihren Ursprung. Bei den eingesenkten Antheridien teilt sich die Antheridienmutterzelle durch eine Perikline in eine Außenzelle (*d*), welche die Wand, eine Innenzelle (*M*), welche die Spermatozoen liefert (Fig. 263 *VI*). Nun kann bei Equisetum die Antheridienbildung (die gewöhnlich an dem zu einem Zellkörper gewordenen

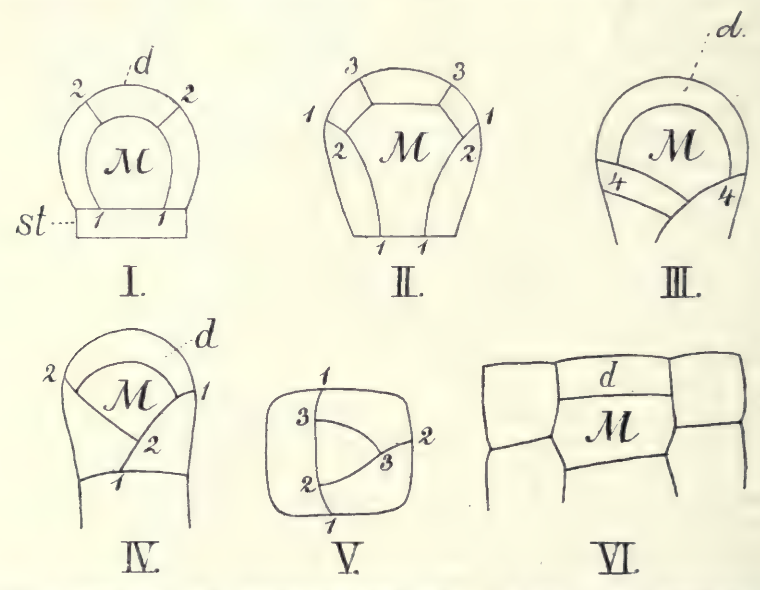


Fig. 263. Schema für die Antheridienentwicklung. *M* überall die Spermatozoidmutterzelle. *I* Aneimia. *II* Polypodiaceen. *III* Osmundaceen. *IV—VI* Equisetum. (*IV* für die Antheridienbildung in einem Zellfaden, dessen Endzelle bei *IV* im Längsschnitt, bei *V* in Oberansicht gedacht ist, *VI* bei Entstehung des Antheridiums in einem Zellkörper). *d* Deckzelle.

Prothallium erfolgt) auch an Zellfäden resp. Zellflächen auftreten. Hier muß gewissermaßen erst ein Zellkörper hergestellt werden. Es teilt sich dazu eine Zelle häufig in der Weise, die in Fig. 263 *IV* u. *V* schematisch dargestellt ist, d. h. es wird durch drei nach verschiedenen Richtungen geneigte Teilungswände eine Zelle von der Gestalt eines Kugeltetraeders herausgeschnitten, die nun erst eigentlich die Antheridienmutterzelle ist, sie teilt sich in die (in weitere Zellen zerfallende) Deckelzelle und die Spermatozoïdmutterzelle. Die durch die Wände *1*, *2*, *3* nach außen abgeschnittenen Zellen unterscheiden sich hier nicht wesentlich von anderen Prothalliumzellen, während die Deckelzellen das thun (schon durch ihr Verhalten beim Öffnen des Antheridiums). Wir werden die ersteren also nicht als zum Antheridium, sondern als zum Prothallium gehörig be-

trachten[1]). Diese Teilungen erinnern uns sehr an die bei der Anlage des Osmundaceen-Antheridiums stattfindenden (Fig. 264). Es treten hier mehrere, die Bildung eines Antheridienstieles einleitende Zellwände (die nach drei Richtungen des Raumes geneigt sind) auf (Fig. 263 *III*), dann folgt eine kuppelförmig gebogene Wand (*4*, *4* Fig. 263 *II*), die eigentlich erst der entspricht, welche bei Marattia, Equisetum, Lycopodium die Deckschicht vom Inhalt trennt, aus ihr wird auch durch weitere Teilungsschnitte wie bei Marattia die Deckelzelle des Antheridiums herausgeschnitten. Bei den Polypodiaceen bildet sich in der Antheridiummutterzelle zunächst eine trichterförmige Wand (Fig. 263 *II*, *1 1*), welche die Zelle in eine äußere und eine innere teilt, letztere ist — mit Equisetum verglichen — die eigentliche Antheridiummutterzelle, die durch eine Perikline die Wandzelle abtrennt, in welcher die ringförmige Wand *3 3* die Deckelzelle abschneidet. Allerdings aber weicht der Lage des Antheridiums entsprechend, auch die die Antheridiummutterzelle umgebende Ringzelle von den vegetativen Prothalliumzellen ab, sie hat sich der Funktion, dem Antheridium als Hülle zu dienen, angepaßt. Eigentlich nur eine weitere Vereinfachung ist es, wenn bei Aneimia (Fig. 263, I) zuerst eine kuppelförmig gewölbte Wand *1 1* auftritt, der sich dann die ringförmige (*2 2*) ansetzt. Wenn wir eine Reihe konstruieren wollen, können wir also sagen: es ist

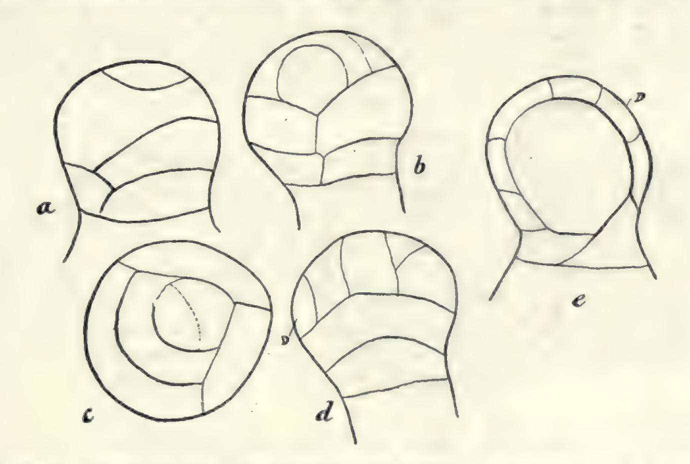


Fig. 264. Antheridien von Osmunda (nach HEIM), in verschiedener Ansicht. Die Deckelzelle (*D*) liegt seitlich, nur die Wandungszellen sind gezeichnet.

ein primitiverer Charakter, wenn die Antheridien verhältnismäßig spät, wenn das Prothallium schon im Zellkörper ist, angelegt werden, in diesem Falle treten sie „eingesenkt“ auf. Sollen sie früher, wenn erst ein Zellfaden oder eine Zellfläche vorhanden ist, entstehen, so tritt der „freie“ Typus ein (der dann auch bei den auf dem Zellenpolster stehenden Antheridien beibehalten wird). Dieser erfordert zunächst die Herstellung eines Zellkörpers, wobei Variationen in der Richtung der Wände auftreten (wie wir sie auch bei den Lebermoosen kennen gelernt haben). Diese scheinen innerhalb der natürlichen Gruppen konstant zu sein (ungenügend bekannt sind in dieser Beziehung die Hymenophylleen), aber im Grunde sind, wie soeben

[1]) Ich habe diese Auffassung schon früher vertreten, sie ist auf meine Veranlassung auch in der Arbeit BUCHTIEN's (s. u.) ausgesprochen.

nachzuweisen versucht wurde, die Verschiedenheiten doch geringer, als sie auf den ersten Blick erscheinen, weil wir überall zunächst die Antheridiummutterzellen zerteilt finden in Deckschichtmutterzelle und Spermatozoidmutterzelle; die Abkömmlinge der letzteren sind entweder alle (Equisetum) beim Öffnen des Antheridiums beteiligt oder nur eine. resp. bei einigen Fällen einige.

Die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte soll uns auch die Antheridienbildung der heterosporen Pteridophyten verständlich machen.

Die Antheridien der heterosporen Pteridophyten sind sowohl bei den Filicineen als den Lycopodinen eingesenkt. Ihr Bau stimmt mit dem der übrigen Pteridophyten durchaus überein, nur sind teilweise Vereinfachungen eingetreten, die mit der Reduktion des Prothalliums zusammenhängen dürften. Nachdem zuerst der Verf.[1]) für Isoetes darauf hingewiesen hatte, daß die von MILLARDET angegebenen zwei „sterilen Zellen" vielleicht als rudimentäre Wandschicht des Antheridiums betrachtet werden könnten, hat BELAJEFF durch eingehende Untersuchungen erst eine sichere Basis für die Deutung der einschlägigen Verhältnisse geschaffen [2]).

a) Marsiliaceen. Diese seien zunächst besprochen, weil sie die am wenigsten reduzierten Verhältnisse zeigen. Die Mikrospore (Fig. 265, *I*) zerfällt bei der Keimungzunächst in drei Prothalliumzellen, *A*, *B*, *C*, von der obersten wird die Zelle *D* abgeschnitten. *D* und *A* bleiben steril (von letzterer wird später die kleine linsenförmige Zelle *R* Fig. 265 *III* abgeschnitten, die BELAJEFF als rudimentäres Rhizoid betrachtet). In den Zellen *B* und *C* wird durch die

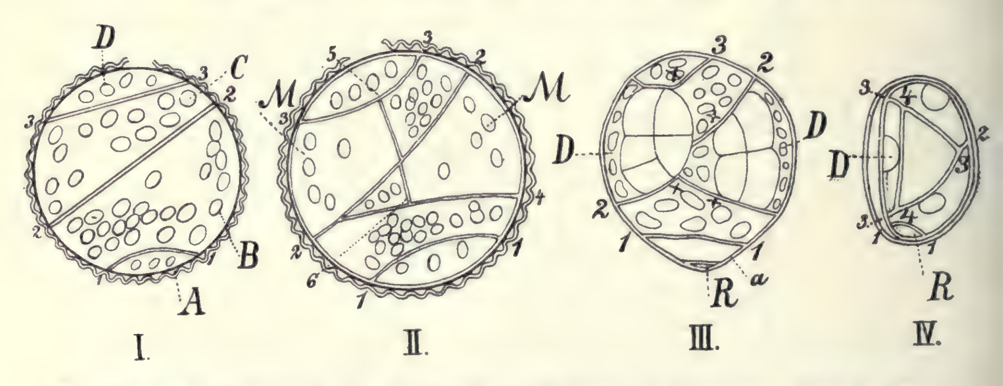


Fig. 265 (nach BELAJEFF). *I—III* Marsilia. *IV* Isoetes, Malinoaniana. Gekeimte Mikrosporen stark vergr. Bei *I* besteht das Prothallium aus 4 Zellen, welche durch die Wände *1*, *1*, *2*, *2*, *3*, *3*, von einander getrennt sind. Bei *II* sind durch die Wände *5* und *6* die Antheridiummutterzellen (*M*) abgetrennt. Bei *III* ist die Antheridiummutterzelle geteilt in Deckzelle (*D*) und einen mehrzelligen inneren Spermatozoidenmutterzellenkomplex. *R* Rhizoidzelle. In *IV* Deckzelle des Antheridiums.

in Fig. 265 *II* mit *5* und *6* bezeichneten Wände die Antheridiummutterzelle *M* herausgeschnitten, die sich dann ganz ebenso wie bei den Marattiaceen, Equisetum etc. in eine Deckzelle (*D* Fig. 265 *III*) und die Spermatozoidmutterzelle teilt, erstere bleibt einfach, letztere erzeugt 16 Spermatozoen. Mit anderen Worten: Wir haben ein aus sechs „sterilen" Zellen bestehendes

[1]) Vergl. Entwicklungsgeschichte p. 426, Anm. 2. (In: SCHENK, Handbuch der Botanik III, 1.)

[2]) Vergl. BELAJEFF, Über die männlichen Prothallien der Wasserfarne (Hydropterides). Bot. Zeit. 1898, Heft IX/X. Daselbst ist ist auch die Litteratur angeführt.

Prothallium, welchem zwei Antheridien eingesenkt sind; bemerkenswert ist, daß das ganze Prothallium dorsiventral gebaut ist, die Antheridien stehen nach einer Seite hin.

b) Isoëtes [Fig. 265 *IV*[1])] besitzt nur ein Antheridium. In den Mikrosporen wird zunächst durch die Wand *1*, *1* eine kleine Zelle (*R*) abgetrennt. Der größere Teil des Innenraumes wird durch zwei schief gegen die Längsachse der Spore geneigte Wände geteilt in zwei flache Zellen und eine im optischen Längsschnitt dreieckige. Diese allein betrachte ich als die Antheridienmutterzelle [2]), sie teilt sich durch eine perikline Wand in eine äußere, die Deckzelle *D*, und eine innere, aus welcher durch Teilung die vier Spermatozoidmutterzellen entstehen. Wir hätten also ein Prothallium, bestehend aus drei sterilen Zellen und einem Antheridium, und meine Deutung weicht nunmehr von der von mir ursprünglich als möglich proponierten, von BELAJEFF u. a. — welche meine kurze Bemerkung wohl übersehen haben — acceptierten ab, indem ich nicht alle sterilen Zellen (außer *R*), sondern nur eine derselben als der Antheridienwand angehörig betrachte. Die Gründe dafür ergeben sich aus der oben dargelegten vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Antheridien, außerdem stimmen bei meiner Auffassung die Verhältnisse bei allen heterosporen Formen miteinander überein. Daß hier wie bei Marsilia u. a. alle sterilen Zellen (von *R* abgesehen) sich (offenbar durch Schleimbildung) an der Sprengung des Exospors beteiligen, kann nicht als Grund für ihre Deutung als Wandzellen angeführt werden. Denn hier handelt es sich um eine Anpassung an rasche Keimung innerhalb des Endospors, welche bedingt, daß den sterilen Prothalliumzellen ganz andere Aufgaben zufallen, als sonst.

c) Selaginella. Auch hier wird nur ein Antheridium gebildet, und es entsteht znnächst eine kleine sterile Zelle (*p* Fig. 266), die von den Autoren als einzige Prothalliumzelle betrachtet wird. Meiner Ansicht nach sind aber die in Fig. 266 *A* und *D* mit *w* bezeichneten Zellen Prothalliumzellen, mit Ausnahme der nach rechts (etwa in der Mitte) liegenden, welche die Antheridienwandung, den „Deckel“ vorstellt. Mutatis mutandis ist dann eine ziemlich große Übereinstimmung auch mit den Marsiliaceen erreicht, eine Übereinstimmung, die wesentlich auf einer Analogie der ganzen Verhältnisse beruhen dürfte, unter denen die Sporenkeimung erfolgt.

d) Salviniaceen. Hier sei nur Salvinia erwähnt, bei welcher die Rückbildung am weitesten geht, weil es nicht mehr zur Ausbildung einer Deckschicht kommt. Die Mikrospore teilt sich zunächst in die drei Prothalliumzellen *I*, *II*, *III* Fig 267, von *I* gliedert sich die kleine Zelle *p* ab, *II* und *III* erzeugen je ein Antheridium. Sie zerfallen durch zwei Antiklinen in die beiden sterilen Zellen *b* und *c*, *d* und *e* Fig. 267 *B* und die Antheridienzelle, aus der lediglich je zwei Spermatozoidmutterzellen hervorgehen. Die Dorsiventralität des Prothalliums tritt auch hier deutlich hervor. Die steril bleibenden (meiner Ansicht nach mit Unrecht als Wand-

---

[1]) BELAJEFF, Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopodinen. Bot. Zeitung, 1883.

[2]) Nach BELAJEFF teilt sie sich zunächst durch eine Antikline (welche in Fig. *D* nicht sichtbar ist, weil sie in die Ebene des Papiers fällt) in zwei Zellen, von denen dann erst durch die Wand *4* die beiden Deckelzellen abgeschnitten werden. Dies würde eine Abweichung von der Entwicklung aller anderen Pteridophytenantheridien darstellen (außer Selaginella, wo nach BELAJEFF derselbe Vorgang sich findet). Man könnte die Übereinstimmung retten durch die freilich etwas gezwungene Annahme, daß zwei Antheridienmutterzellen unmittelbar nebeneinander liegen; übrigens würde eine später als sonst eintretende Trennung von Wand und Inhalt ein primitiveres Verhalten darstellen.

zellen bezeichneten) Zellen *b*, *c*, *d*, *e* beteiligen sich in keiner Weise an der Öffnung des Antheridiums, es ist ja auch klar, daß bei so kleinen Antheridien auch der Öffnungsmechanismus ein sehr einfacher sein kann. Man könnte versucht sein, diese einfache Struktur als eine nicht reduzierte, sondern primitive (rudimentäre) zu betrachten, da sie übereinstimmt etwa mit der der Antheridien von Algen wie Oedogonium. Allein allgemeine Erwägungen über die Reduktion der Prothallien, sowie der Vergleich mit der (wenn auch nicht gerade sehr nahe) verwandten Azolla, deren (nur in Einzahl vorhandenes) Antheridium einen Deckel besitzt, lassen die Annahme einer Reduktion als die näher liegende erscheinen, zu beweisen ist sie natürlich ebensowenig wie die erstere.

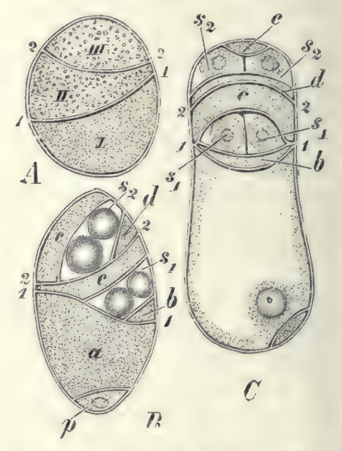


Fig. 267. Salvinia natans. Männliche Prothallien. *A* Teilung der Mikrosporen in 3 Zellen *I*—*III*. Vergr. 860. *B* fertiges Prothallium von der Flanke. *C* von der Bauchseite. Vergr. 640. Zelle *I* hat sich in die Prothalliumzellen *a* und *p* geteilt, Zelle *II* in die sterilen Zellen *b*, *c* und die beiden spermatogenen Zellen s_1, von denen jede 2 Spermatozoidmutterzellen bildet. Zelle *III* in die sterilen *d*, *e* und die beiden spermatogenen Zellen s_2. Die Zellen s_1 s_1 und s_2 s_2 stellen 2 Antheridien vor. (Nach BELAJEFF.) (Lehrb.)

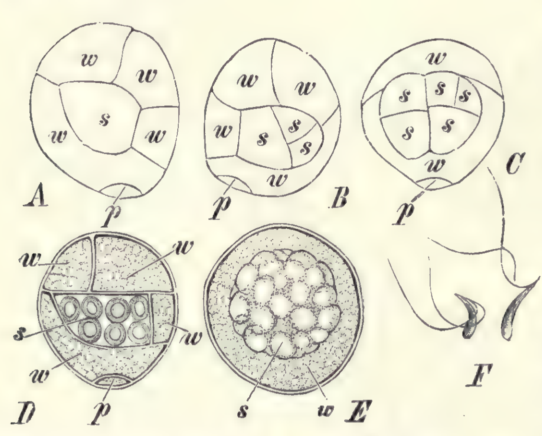


Fig. 266. *A*—*E* Selaginella stolonifera. Vergr. 640. Keimung der Mikrosporen, successive Stadien. *p* Prothalliumzelle, *s* spermatogene Zellen. *A*, *B*, *D* von der Seite, *C* vom Rücken. In *E* die sterilen Zellen aufgelöst. *F* Sel. cuspidata, Spermatozoiden. Vergr. 780. (Nach BELAJEFF.) (Lehrb.)

b) Archegonium.

Daß der Bau der Archegonien im großen und ganzen bei den Pteridophyten mit demjenigen der Bryophyten übereinstimmt, liegt schon im Namen „Archegoniaten" ausgedrückt. Es sind die Archegonien der Pteridophyten mit ihrem Bauchteil dem Prothalliumgewebe eingesenkt; bei Marattia und einigen heterosporen Formen (Isoëtes, Selaginella) tritt auch der Halsteil nur wenig hervor, er nähert sich darin dem Verhalten des Archegoniums der Anthoceroteen und der Gymnospermen. Dieser Halsteil besteht, soweit bekannt, überall ursprünglich aus 4 Zellreihen, er umschließt die Halskanalzellen, in denen der beim Öffnen des Archegoniums austretende Schleim gebildet wird. Bei den Bryophyten ist stets eine Reihe von Halskanalzellen vorhanden, wir werden deshalb geneigt sein, diejenigen Pteridophyten-Archegonien als die primitiveren zu bezeichnen, welche gleichfalls eine Reihe von Halskanalzellen besitzen. Dies ist der Fall bei einigen Lycopodium-Arten, Lycopod. clavatum und annotinum haben 6—10 (zuweilen namentlich die letztere Art auch mehr)

Halskanalzellen[1]), Lyc. Phlegmaria nach TREUB 3—5. Schon innerhalb der Lycopodinen kann aber die Zahl reduziert werden auf eine (so bei L. cernuum und L. inundatum), vielleicht tritt hier noch eine Kernteilung ein, die aber nicht von einer Scheidewandbildung gefolgt wird. So ist es wenigstens bei den übrigen Pteridophyten, die nur eine Kanalzelle besitzen, Marattiaceen, Botrychium, Equisetum, den Farnen; da gelegentlich bei Marattiaceen, Osmunda, Equisetum auch das Auftreten einer Scheidewand beobachtet wird, so unterstützt dies die Annahme, daß eine Reduktion hier eingetreten sei, noch mehr; diese Reduktion geht bei den heterosporen Formen noch weiter. Bei den Marsiliaceen ist die Halskanalzelle äußerst klein, und eine Kernteilung unterbleibt demgemäß, ebenso ist es, wie es scheint, bei Selaginella. Bei Isoëtes, das eine breite Halskanalzelle hat, teilt sich — wenigstens zuweilen — der Kern derselben in der Querrichtung. Diese Reduktion der Halskanalzellenbildung ist insofern von Interesse, als die Gymnospermen-Archegonien es zur Bildung von Halskanalzellen überhaupt nicht mehr bringen.

Ebensowenig wie bei den Antheridien sind wir bei den Archegonien der Pteridophyten über den Öffnungsmechanismus unterrichtet. Zweifellos erscheint mir, daß der Archegonienhals an seiner Spitze nicht — wie gewöhnlich angenommen wird — passiv gesprengt wird, sondern durch eine aktive Öffnungsbewegung der an der Spitze liegenden Zellen sich öffnet. Dies ist besonders auffallend bei Equisetum, wo an der Spitze vier lange, große, durch ihren hyalinen (vielleicht schleimhaltigen) Inhalt auffallende Zellen liegen, zwischen welche die Halskanalzelle nicht eingedrungen ist. Diese Zellen biegen sich dann ankerförmig nach außen, sie erfahren also (abgesehen davon, daß sie unten mit den anderen Halszellen vereinigt bleiben) eine ähnliche Gestaltveränderung, wie ich sie für die Wandzellen dieser Lebermoosantheridien (vergl. Fig. 135 *5*) beschrieben habe, und sie sich — wenngleich weniger auffallend — auch bei den Deckelzellen der Equisetumantheridien selbst findet. Auch bei Selaginella spinulosa[2]) findet eine starke Auswärtskrümmung der vier obersten Halszellen statt, bei den leptosporangiaten Farnen beteiligen sich offenbar auch tiefer gelegene Zellen an der Öffnungsbewegung.

Die Entwicklung der Archegonien der Pteridophyten (Fig. 266) verläuft in den bekannten Fällen überall im wesentlichen übereinstimmend. Es teilt sich eine Oberflächenzelle zunächst durch eine Querwand in eine obere (*1*) und eine untere (*2*). Erstere zerfällt durch Kreuzteilung in 4 Zellen, die sich weiter teilen, sie wölben sich meist als Hals hervor, bei Marattia nur sehr wenig. Bei Selaginella (Fig. 268 *III*), deren Hals auch nur wenig hervortritt, treffen die Teilungswände ebenfalls nicht die freie Oberfläche, der Archegoniumhals erscheint mehrschichtig, was wegen des später zu erwähnenden Verhaltens mancher Coniferenarchegonien be-

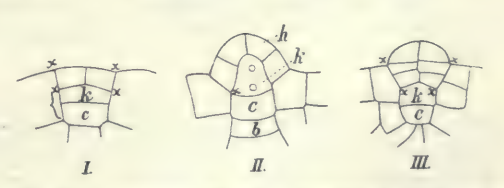


Fig. 268. Schema für den Archegonienentwicklung (Längsschnitt). *I* und *II* leptosporangiate Farne (*h* Hals, *k* Halskanalzelle, *c* Centralzelle, *b* Basalzelle). *III* Selaginela spinulosa.

[1]) BRUCHMANN a. a. O.
[2]) Vergl. BRUCHMANN, Selag. spinulosa, Taf. III, Fig. 49.

merkenswert ist. Die untere Zelle teilt sich in zwei, die Halskanalzelle (die durch weitere Teilungen, wie oben erwähnt, Tochterzellen liefern kann, oder diese nur andeutet) und die Centralzelle, welche nach Abtrennung der „Bauchkanalzelle“ die Eizelle liefert. Bei den Marattiaceen ist der eingesenkte Teil von tafelförmigen „Deckzellen“ umgeben, bei anderen ist nur die unten an die Eizelle angrenzende Zelle durch ihre Gestalt als „Basalzelle“ ausgezeichnet, es ist anzunehmen, daß diese ebenso — wenngleich nicht so ausgesprochen — wie die „Deckzellen“ der Gymnospermenarchegonien die Aufgabe haben, die Ernährung der Eizelle zu vermitteln. Die Einzelheiten in den Zellteilungsverhältnissen der Halses sollen hier, wie bei den Bryophyten unberücksichtigt bleiben. Dagegen erübrigt eine

c) Vergleichung der Antheridien- und Archegonienentwicklung der Pteridophyten unter sich, sowie mit den entsprechenden Vorgängen bei den Bryophyten.

1) Vergleich der Archegonienentwicklung mit der Antheridienentwicklung.

Wenn wir die Entwicklung der eingesenkten Antheridien vergleichen mit der der Archegonien, so ergiebt sich, wie ich schon vor Jahren hervorgehoben habe[1]), eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung, von der wir freilich nicht wissen, wie weit sie eine ursprüngliche oder nur zufällige ist. Sowohl beim jungen Antheridium, als beim Archegonium wird durch eine perikline Teilungswand Wandschicht und Inhalt gesondert, die Halszellen des Archegoniums entsprechen der stark hervorgewachsenen Wandschicht des Antheridiums. Bei den „freien“ Antheridien fällt die Analogie allerdings scheinbar weg, aber sie läßt sich doch noch einigermaßen verfolgen, so z. B. bei Osmunda, wo durch die Wand *4*, *4* (Fig. 265 *III*) Innen- und Außenzelle getrennt werden, dieser entspricht in Fig. 263 *II* die Wand *II*, in Fig. 263 *I* die Wand *I*, deren Krümmungsverhältnisse durch die Gestalt der Mutterzelle bedingt sind.

2) Vergleich der Antheridien und Archegonien der Pteridophyten mit denen der Bryophyten.

Ein solcher Vergleich muß für die Frage nach dem Zusammenhang der beiden Reihenkomplexe wichtig sein, aus den Gründen, auf welche schon früher (p. 236) hingewiesen wurde.

Man hat dabei vielfach die Anthoceroteen herangezogen, als deren bekanntester und verbreitetster Vertreter die Gattung Anthoceros zu betrachten ist.

Der arme Anthoceros, wozu hat er nicht alles herhalten müssen! Gewiß steht er wie ein Fremdling unter seinen Genossen: die Zellstruktur (Chlorophyllkörper mit Pyrenoid), der anatomische Bau (Schleimhöhlen und Schleimspalten), die Entstehung der Sexualorgane, Bau und Wachstum des Sporogons zeigen Abweichungen gegenüber den anderen Lebermoosen. Aber eine genaue Betrachtung läßt eine Übereinstimmung mit Eigenschaften, wie sie bei Pteridophyten sich finden, nicht hervortreten. Die Antheridien sind im fertigen Zustand ebenso gebaut wie die anderer Lebermoose, sie haben eine Wandschicht, Stiel etc., und ihr Zellenaufbau ist einer, wie er auch sonst bei Lebermoosen vorkommt, aber bei keiner zu den Pteridophyten gehörigen Pflanze bekannt ist. Die ganze Antheridiengruppe mit einem

[1]) Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, p. 425 und 426.

einzigen Antheridium anderer Lebermoose oder eines Farn gleichsetzen zu wollen, weil sie aus einer Zelle hervorgeht, halte ich für eine lediglich formale d. h. nur äußerliche Vergleichung — was kann man in letzter Instanz nicht alles auf e i n e Zelle zurückführen! Die endogene Entstehung aber ist offenbar eine s e k u n d ä r e Erscheinung d. h. auf die sonst häufig vorkommende Versenkung in Gruben zurückzuführen. Daß diese anfangs geschlossen sind, findet sein Analogon z. B. in der Entstehung der Luftkammern von Marchantia, die nicht, wie sie eigentlich sollten und z. B. die von Fegatella auch thun, als Einsenkungen der Oberfläche entstehen, sondern als von Anfang an nach außen geschlossene Hohlräume. Wenn CAMPBELL (a. a. O. p. 298) versucht, zwischen einem Marattia-Antheridium und einem eingesenkten Antheridium von Anthoceros (das von einer doppelten Zellschicht nach außen überdeckt ist), dadurch eine Analogie zu finden, daß er sich bei dem ersteren die Wandschicht und den Stiel wegdenkt, so scheint mir das nur in dem Wunsche, zwischen Bryophyten und Pteridophyten Anknüpfungspunkte zu finden, nicht aber in thatsächlichen Verhältnissen begründet zu sein [1]).

Auch die Archegonentwickelung von Anthoceros weicht von derjenigen der Pteridophyten ab. Erinnern wir uns, daß die Archegonien bei allen Bryophyten ursprünglich gleich angelegt werden: die Mutterzelle teilt sich durch drei Längswände in eine innere und drei äußere Zellen (die sich weiter durch Längswände teilen können (Fig. 137). Auch A n t h o c e r o s zeigt dasselbe Verhalten, nur daß hier die Mutterzelle des Archegons nicht hervorragt, sondern eingesenkt bleibt und die Halskanalmutterzelle von der Deckelzelle (d Fig. 137) abgeschnitten wird. Kein Pteridophytenarchegonium zeigt eine derartige Entwickelung [2]), selbst wenn wir annehmen, daß die Halszellen des Pteridophytenarchegoniums nicht den Halszellen des Muscineenarchegoniums, sondern nur den Deckelzellen (d Fig. 137) derselben entsprechen (die dann eine starke Weiterentwicklung erfahren hätten), würde gerade Anthoceros sich betreffs der Archegonenentwicklung (durch die Entstehung der Halskanalzelle) mehr von derjenigen der Pteridophyten entfernen, als andere Lebermoose. Und die Thatsache, das trotz der Einsenkung der Archegonien bei Anthoceros die Entwicklung derselben n i c h t mit der der Farne, sondern mit der der übrigen Lebermoose übereinstimmt, weist ebenso wie die Antheridienentwicklung darauf hin, daß wir es eher mit einem abgeleiteten Typus zu thun haben, jedenfalls aber mit einem, der zu den Pteridophyten keine näheren Beziehungen zeigt. Mit der Gevatterschaft von Anthoceros zu den Pteridophyten ist es also, was die Sexualorgane anbetrifft, übel bestellt.

---

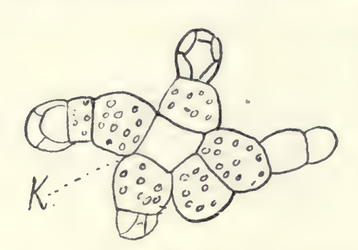
[1]) Schon WALDNER (Die Entwicklung des Antheridiums von Anthoceros (Sitzungsber. der Wiener Akademie Bd. 75, 1887) sagt mit Recht, die Differenzierung einer so vollkommen individualisierten Wandschicht bei den Antheridien von Anthoceros und in gewissem Sinne auch bei den Archegonien, und der Umstand, daß die Bildung dieser Hüllschichten vollkommen der der übrigen Lebermoose gleicht, läßt wohl die Annahme als wahrscheinlich erscheinen, daß die Versenkung der Archegonien und die endogene Entstehung der Antheridien abgeleitete Vorgänge sind.

[2]) Die einzigen Fälle, die man anführen könnte, sind derzeit wohl die Archegonien von Isoetes und Marsilia. Allein es fehlt hier der Nachweis einer k o n s t a n t auftretenden, mit der der Bryophyten übereinstimmenden Zellenanordnung bei der Archegonienentstehung. Die Archegonienmutterzellen werden hier aus einzelnen großen Prothallienzellen herausgeschnitten, was mit der frühen Entstehung zusammenhängt. Der Vorgang ist vielmehr zu vergleichen mit dem, der eintritt, wenn bei Equisetum schon an Zellfäden Antheridien angelegt werden (vgl. p. 392).

Das Resultat unserer Vergleichung ist also: der Bau der Sexualorgane ist innerhalb der Pteridophyten ein systematisches Merkmal von großer Bedeutung. Es ist, soweit wir übersehen können, der Bau der Archegonien ein viel gleichmäßigerer als der der Antheridien, bei den ersteren ist es wesentlich die Zahl der Halskanalzellen, die (von 10 und mehr bis 1) schwankt, wobei die Vielzahl wohl als ein ursprünglicheres Verhältnis angesehen werden kann. Bei den Antheridien erscheint der eingesenkte Typus als der primitivere, für die Bildung „freier“ Antheridien läßt sich bei Equisetum einigermaßen ein für die vergleichende Betrachtung zu verwertender Vorgang finden. Die Zahl der Spermatozoen scheint bei den eingesenkten Antheridien größer zu sein als bei den freien, die aber wohl in größerer Zahl auftreten. Der Bau der Sexualorgane stimmt bei Bryophyten und Pteridophyten zwar in den Grundzügen überein, zeigt aber betreffs der Entwicklung und des feineren Aufbaues doch solche Verschiedenheiten, daß hier offenbar, phylogenetisch gesprochen, zwei Reihenkomplexe vorliegen, von denen nicht der „höhere“ vom niederen abgeleitet werden darf, sondern die schon sehr frühzeitig von einfachen einander ähnlichen Urformen entspringend getrennte Bahnen eingeschlagen haben. Zu demselben Resultate werden uns auch andere Erwägungen führen.

d) Abnorme Geschlechtsorgane.

Zum Schlusse dieses Kapitels sei noch das Auftreten abnormer Geschlechtsorgane erwähnt, welches aus verschiedenen Gründen von Interesse ist. Bei alternden Prothallien von Hemionitis palmata und Lygodium japonicum fand ich[1]) häufig eine „Vergrünung“ des Halsteiles eintreten (Fig. 269). Während sonst an unbefruchtet gebliebenen Archegonien der Halsteil abstirbt, war hier in ihm in zahlreichen Fällen Chlorophyll aufgetreten und die Zellen wuchsen zu „Adventivsprossen“ aus, (die meist sofort Antheridien bildeten, vgl. Fig. 269), wurden also zur vegetativen



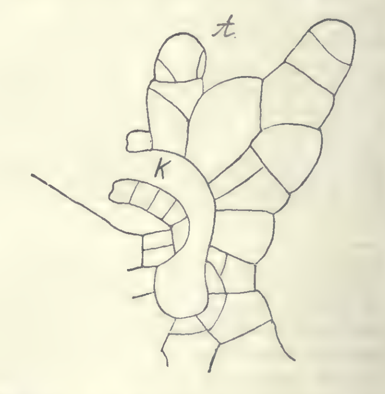


Fig. 269. Hemionitis palmata, „vergrünte“ Archegonien (rechts) im Längsschnitt, *A* Antheridium; *K* Halskanal, links im Querschnitt, drei Antheridien verschiedenen Alters sichtbar.

Vermehrung verwendet. Wir können dieses Verhalten als eine Alterserscheinung betrachten: bei jungen kräftigen Prothallien zieht das Meristem alle Baumaterialien an sich und verteilt dieselben gewissermaßen auf die einzelnen Organanlagen, bei älteren ist das Meristem abgeschwächt,

[1]) Über Jugendformen von Pflanzen u. s. w. Sitzungsber. der Kgl. bayr. Akad., math.-phys. Kl., 1896, p. 475.

die Arbeitsteilung der Zellen eine weniger gebundene, auch Zellen, die sonst andere Funktion haben, können jetzt vegetativen Charakter annehmen.

Auch sonst treten an alternden Prothallien abnorme Sexualorgane auf: HOFMEISTER[1]) erwähnt z. B. einen Fall von Asplenium septentrionale, wo der Halsteil dem Prothallium ganz eingesenkt war.

Besonders wichtig erscheint mir der Nachweis, daß abnorme Sexualorgane sich bei manchen Prothallien vorfinden, die apogame Sprossung aufweisen. Denn es ist die Annahme eine sehr naheliegende, daß die beiden Erscheinungen in ursächlichem Zusammenhang stehen, daß die apogame Bildung neuer Pflanzen erfolgt, im Zusammenhang damit, daß die Sexualorgane funktionsunfähig geworden sind. Dies braucht sich nicht immer äußerlich als Mißbildung derselben zu zeigen, es kann ein scheinbar normal aussehendes Archegonium trotzdem funktionsunfähig sein, aber das andere Verhalten ist natürlich das auffallendere. HEIM hat in seiner obenerwähnten Arbeit gezeigt, daß die Prothallien von Doodya caudata zunächst normale Sexualorgane hervorbringen, daß ferner auch sexuell erzeugte Embryonen auftreten können. Unterbleibt deren Bildung, so tritt „Apogamie“ ein, und es treten die mannigfaltigsten Mißbildungen der Sexualorgane auf (zwischen denen auch normale Antheridien sich bilden können). Auch bei anderen apogamen Prothallien finden sich abnorme Archegonien, so bei Aspidium falcatum. Es finden sich hier z. B. statt vier nur drei Halszellen, die Halskanalzelle zerfällt in vier Teilstücke, die Archegonien öffnen sich nicht etc. Bei Osmunda erfahren die Halszellen des sich nicht öffnenden Archegoniums zuweilen perikline Spaltungen, es bildet sich ein Höcker, der das Archegonium umschließt. Alles Erscheinungen, die, wie mir scheint, auf eine Störung hindeuten, deren Folge dann auch das ungeschlechtliche Auftreten neuer Pflanzen am Prothallium ist. Indes wird auf das Verhalten apogamer Prothallien unten kurz zurückzukommen sein, zunächst sind die Gestaltungsverhältnisse der Prothallien zu schildern.

§ 2. Die Gestaltung der Prothallien.

Wie dies schon im Namen liegt, geht die Geschlechtsgeneration der Pteridophyten über die Gestalt eines Thallus nicht hinaus. Auch wo, wie bei den Prothallien mancher Lycopodium- und der Equisetum-Prothallien, am Prothallium sich Lappen befinden, welche sich ihrer physiologischen Leistung nach einigermaßen mit den Blättern von Lebermoosen vergleichen ließen, werden wir sie doch nicht als solche bezeichnen können, da ihnen weder eine bestimmte Gestalt noch ein bestimmter Entstehungsort eigen ist. Unter den Farnen könnte man nur in der Lappenbildung bei alten Osmundaprothallien[2]) eine entfernte Annäherung an die Blattbildung finden; von sonstigen Anhangsgebilden sind „Haare“ verschiedener Art, ferner in einigen Fällen „Paraphysen“ bei den Sexualorganen bekannt, wie solche auch bei thallosen Lebermoosen vorkommen.

Die Bewurzelung der Prothallien entspricht gleichfalls der Hauptsache nach derjenigen der Lebermoose, d. h. es sind einzellige Rhizoïden vorhanden. Freilich ist das nicht ausnahmslos der Fall. Für alte

[1]) Vergleichende Untersuchungen, p. 83 u. 84.
[2]) Vergl. Bot. Zeitung 1877, p. 705.

Cyatheaceenprothallien gab BAUKE mehrzellige (durch Querwände geteilte) Rhizoiden an, allgemein vorhanden sind sie bei Danaea[1]), vermutlich werden sie auch sonst sich finden, doch ist wohl das Verhalten als ein aus der Einzelligkeit abgeleitetes zu betrachten, jedenfalls gleichen auch derartige Rhizoiden nur wenig denen der Laubmoose, die meist schief gestellte Wände haben (vergl. p. 340 ff.). Bei den männlichen Prothallien der heterosporen Formen unterbleibt die Rhizoidenbildung (betr. der als Andeutung derselben vielleicht aufzufassenden Zelle, vergl. p. 394) auch bei den weiblichen Prothallien von Salvinia und Azolla fehlen die Rhizoiden. Da die Makrosporen hier im Wasser schwimmend keimen, also eine Befestigung an dem Substrat nicht stattfindet, ferner die Prothallienentwicklung offenbar fast ausschließlich auf Kosten der in der Makrosporen aufgehäuften Reservestoffe erfolgt, so ist leicht verständlich, daß Rhizoïden hier entbehrlich sind, auch bei Marsilia und Pilularia entstehen sie verhältnismäßig spät und dienen wohl hauptsächlich zur vorläufigen Befestigung, welche der Wurzel der Keimpflanze das Eindringen in den Boden erleichtert. Bei Isoëtes kommen an den weiblichen Prothallien zwar Rhizoïden vor, sie scheinen aber, wenigstens bei den bis jetzt untersuchten Wasser-Isoëten nur in seltenen Fällen aufzutreten.

Wir sehen hier schon Zeichen von Rückbildungen, die am Prothallium auftreten, auf diese wird noch näher einzugehen sein. Zunächst sei die Frage nach der Lebensdauer der Prothallien kurz erörtert, weil damit auch die Bauverhältnisse zusammenhängen. Unter den Lebermoosen finden sich nur wenige, die man als einmal fruchtend (monokarpisch) bezeichnen kann. Dahin gehört z. B. Sphaerocarpus terrestris. Hier zeigt der Thallus, seiner kurzen Lebensdauer entsprechend, eine sehr einfache Gestaltung. Bei der Geschlechtsgeneration der Pteridophyten aber ist es das allgemeine Verhalten, daß sie nach Hervorbringung eines Embryo abstirbt; sie wird, wie früher angegeben, von diesen ausgesogen. Eine Ausnahme, d. h. wiederholte Embryobildung, findet sich vielleicht bei älteren, bandförmigen Prothallien von Osmunda[2]). Es wird gezeigt werden, daß die Embryobildung bei manchen Farnprothallien in so frühem Entwicklungsstadium eintreten kann, daß Gestaltungsverhältnisse, zu denen sie befähigt sind, „latent“ bleiben, ähnlich etwa wie an verzwergten, unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen erwachsenen Samenpflanzen nicht alle die Blattformen zur Ausbildung gelangen, die eine „normale“ Pflanze, ehe sie zur Blüte gelangt, hervorbringt. Unbefruchtet gebliebene Prothallien können oft lange fortwachsen, aber auch hier treten schließlich Alterserscheinungen ein, die sich teils in abnormer Gestaltung, teils im Auftreten von Adventivsprossen zeigen (vergl. Fig. 20, p. 42 und die unten anzuführenden Thatsachen). Vielleicht würde es aber gelingen, Farnprothallien von unbegrenzter Entwicklungsdauer zu ziehen, wenn man sie unter Bedingungen kultiviert, welche zwar vegetatives Wachstum, nicht aber die Bildung der Sexualorgane gestatten. Daß außer der Vermehrung durch Adventivsprossungen manche Prothallien es zur Bildung von Brutknospen gebracht haben, wird bei der Einzelschilderung darzulegen sein, der Vorgang hat sich in mehreren Reihen unabhängig wiederholt.

Bei den heterosporen Formen ist die ganze, kurzbegrenzte Entwicklung der Prothallien schon von vornherein bestimmt. Sie spielt

[1]) BREBNER, On the prothallus and embryo of Danaea simplicifolia, Annals of botany, Bd. X, p. 109.

[2]) GOEBEL, Bot. Zeitung 1877, p. 706.

sich oft innerhalb weniger Stunden ab, die männlichen Prothallien sind von vornherein einer vegetativen Entwicklung unfähig, aber auch die weiblichen nehmen, trotz der ihnen in den Makrosporen zur Verfügung stehenden Reservestoffe, nur schwache Anläufe zu einer Weiterentwicklung, wenn sie unbefruchtet bleiben; selbst die chlorophyllhaltigen Prothallien der Salviniaceen und Marsiliaceen gehen bald zu Grunde. Sie sind nach unseren bisherigen Erfahrungen — um mit den alten Theologen zu reden — „prädestiniert", ihr Loos ist ein für allemal bestimmt. Dadurch, daß hier Makro- und Mikrosporen mit einander ausgesät werden, ist es möglich, direkt auf das „Ziel" der Embryobildung, für welche den Makrosporen ja schon die nötigen Nährstoffe mitgegeben sind, loszusteuern. Die isosporen Pteridophyten dagegen müssen ihre Prothallien erst langsam heranreifen, und die Stoffe, die sie zur Embryobildung brauchen, erst durch eigene Arbeit erwerben lassen. Wie unabhängig die Prothallien heterosporer Formen von äußeren Faktoren sind, zeigt auch die Thatsache, daß die Keimung der Sporen von Salvinia und Marsilia, die Entwicklung der Prothallien und die Befruchtung sowie die Ausbildung des Embryo auch bei Lichtabschluß erfolgt. Bei den isosporen Formen dagegen ist das Licht (abgesehen von einigen mit chlorophyllführenden Sporen) schon eine Bedingung für die Keimung und die Prothallien werden von ihm betreffs ihrer Gestaltung und Ernährung tiefgreifend beeinflußt. Demzufolge sind diese Prothallien plastisch, sie können sich den äußeren Verhältnissen anpassen. Allerdings in verschiedenem Grade. Am meisten plastisch sind die Farnprothallien, wie ja auch die Farne und zwar die leptosporangiaten, jetzt, was Zahl der Formen und Verbreitung anbelangt, an der Spitze der Pteridophyten marschieren; recht wenig plastisch sind die Prothallien mancher Lycopodien, deren Verhalten uns den Eindruck einer alten, den „Anforderungen der Neuzeit" nicht mehr recht gewachsenen Familie macht, auch die Equisetenprothallien unterliegen in der freien Natur leicht Feinden. Dem entspricht auch die Bedeutung der Geschlechtsgeneration für die Erhaltung: sie ist bei den Farnen am größten, man findet hier in Menge Prothallien und Keimpflanzen, einige Formen (Anogramme chaerophylla und A. leptophylla, Salvinia natans, ferner manche Baumfarne u. a.) sind ausschließlich auf die geschlechtliche Vermehrung angewiesen. Equiseten und Lycopodien haben langlebige, mit vegetativer Vermehrung ausgerüstete Sporophyten, auf die geschlechtliche Fortpflanzung wird zwar mehr, als man früher glaubte, zurückgegriffen, aber verhältnismäßig doch sehr wenig, diese Formen würden vom Erdboden nicht verschwinden, auch wenn ihre Geschlechtsgeneration ganz wegfiele.

Symmetrieverhältnisse. Mit den Lebermoosen stimmen die Prothallien auch darin überein, daß radiäre Ausbildung nur selten vorkommt, so bei Lycopodium, Ophioglossum pedunculosum, den Archegoniophoren einiger Trichomanes-Arten. Die Prothallien der Farne und Equiseten sind ausgesprochen dorsiventral. Auf die Beziehungen der Dorsiventralität der Farnprothallien zum Lichte wurde schon früher hingewiesen (p. 196), indes finden wir dorsiventrale Ausbildung auch in Fällen, wo an eine Lichtwirkung nicht zu denken ist. So bei den Mikroprothallien von Salvinia, Isoëtes, Marsilia etc., ferner den unterirdischen Prothallien von Botrychium virginianum. Es ist ganz unbekannt, ob es sich hier um eine „Vererbung" von ursprünglich chlorophyllhaltigen Prothallien her handelt oder um nur durch „innere Ursachen" veranlaßte Vorgänge.

Es sei nun zunächst die Prothallienbildung für die einzelnen Gruppen kurz geschildert, um darnach zu erörtern, inwiefern zwischen ihnen Be-

ziehungen sich auffinden oder konstruieren lassen. Wir beginnen dabei mit den Lycopodiaceen, weil hier die Sexualorgane nach dem oben Dargelegten einen verhältnismäßig primitiven Aufbau zeigen, und es deshalb naheliegend erscheint, mit ihnen auch die Schilderung der Prothallienbildung zu beginnen.

a) Geschlechtsgeneration der Lycopodien[1]).

1) Lycopodium. Die früher unbekannte Prothallienbildung dieser Gattung ist durch FANKHAUSER, BRUCHMANN, TREUB und den Verf. bei einer Anzahl von Arten bekannt geworden. Es zeigte sich dabei, daß die Prothallien teils chlorophyllhaltig, teils chlorophylllos sind, im letzteren Falle leben sie saprophytisch, es liegt aber auch bei den chlorophyllhaltigen der Verdacht nahe, daß sie teilweise organische Substanzen ausnützen (betreffs der Pilzsymbiose s. unten). Die Gestaltung der Prothallien ist eine bei den einzelnen Arten ziemlich verschiedene. Ausgegangen sei von den chlorophyllhaltigen Prothallien, wie wir sie bei Lycop. inundatum und L. cernuum finden. Das Prothallium ist hier ein aufrecht im Boden steckender Körper, den wir einer Zuckerrübe im Kleinen vergleichen können. Er trägt oben eine „Lappenkrone", unterhalb derselben ein Meristem, aus welchem auch neue Lappen hervorgehen können. Der im Boden steckende Teil ist chlorophyllärmer und trägt die Rhizoïden. Die Prothallien tragen beiderlei Sexualorgane, wie bei den meisten Pteridophytenprothallien treten die Antheridien (An Fig. 270) früher auf als die Archegonien, und sind betreffs des Ortes ihres Auftretens weniger beschränkt als diese, sie finden sich sowohl auf den Lappen, als dem eigentlichen Prothalliumkörper. Die Archegonien dagegen sind gebunden an das unter der Lappenkrone befindliche Meristem, welches rings um das Prothallium herumgeht, sie stehen unmittelbar unter der Lappenkrone.

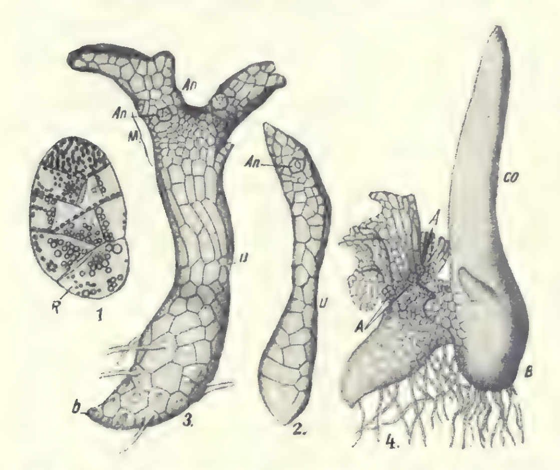


Fig. 270. Lycopodium inundatum *1* (am stärksten vergr.), (nach DE BARY) wenigzelliges Prothallium, *2* Prothallium mit Antheridium (*An*), *3* Älteres Prothallium, *M* Meristem, *4* Prothallium mit Archegonien (*A*) und Keimpflanze, *Co* Cotyledom *B* „Protokorm".

Das Prothallium von L. salakense ist gleichfalls chlorophyllhaltig, zeigt aber keine Lappenkrone oder doch nur Andeutungen davon, es dürfte dies damit zusammenhängen, daß von dem basalen, knolligen Teil

---

[1]) Litteratur: DE BARY, Über die Keimung der Lycopodien, Ber. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br., 1858; FANKHAUSER, Über den Vorkeim von Lycopodium, Bot. Zeit., 1873, p. 1; TREUB, Études sur les Lycopodiacees, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. IV, V, VII; GOEBEL, Über Prothallien und Keimpflanzen von Lycopod. inundatum, Bot. Zeit., 1887, BRUCHMANN, Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europ. Lycopodien. Gotha 1898.

dieser Prothallien eine reiche Verzweigung eintritt, die biologisch die Lappenbildung ersetzt.

Daß diese letztere bei den saprophytisch lebenden Lycopodiumprothallien unterbleibt, werden wir von vornherein erwarten können, sehen wir doch auch bei Samenpflanzen eine Rückbildung der Assimilationsorgane bei saprophytischer Ernährung vielfach eintreten. Übrigens hat BRUCHMANN gezeigt, daß die Prothallien von L. Selago, die gewöhnlich im Substrat verborgen und farblos sind, auch an der Erdoberfläche wachsen und ergrünen können; in geringerem Grade wurde dies auch bei L. clavatum, annotinum und complanatum künstlich herbeigeführt. Ähnliches fand schon METTENIUS für die gleichfalls unterirdisch lebenden Prothallien von Ophioglossum pedunculosum.



Fig. 271. Lycopodium inundatum. Prothallium mit Archegonien (*A*). (Vergr.)

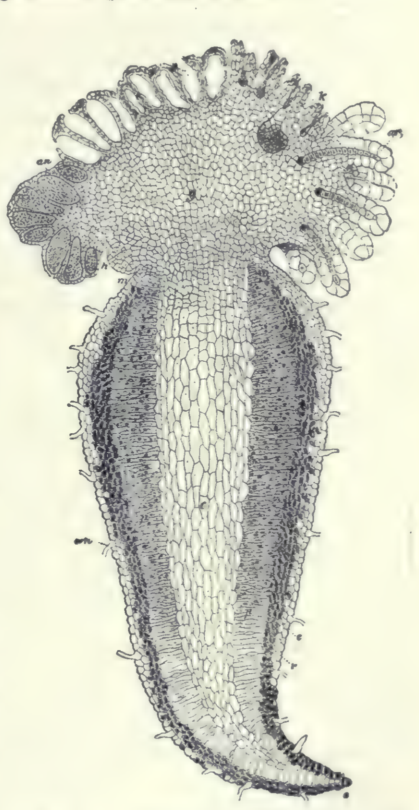


Fig. 272. Längsschnitt eines Prothalliums von Lycopodium complanatum (nach BRUCHMANN), 26 mal vergr. *s* Basis (ältester Teil), *e* Epidermis, *r* Rindenschicht, *p* Palissadenschicht, *c* centrales Gewebe, *m* Meristem, *g* „generatives Gewebe" an Antheridien, *ar* Archegonien, *k* junger Embryo.

In Fig. 272 ist ein Längsschnitt durch ein Prothallium von L. complanatum dargestellt. Es stimmt — von seinem merkwürdigen anatomischen Bau abgesehen — in seiner Gestaltung mit derjenigen der Geschlechtsgeneration von L. inundatum und L. cernuum überein, nur fallen die Lappen weg, und die Geschlechtsorgane stehen auf dem wulstigen oberen Teile des Prothalliums; unterhalb dieses Teiles ist auch hier ein Meristem vorhanden. Damit stimmt im wesentlichen auch L. clavatum und annotinum überein, nur daß hier der obere Teil verhältnismäßig breiter und mehr vertieft ist; denkt man sich an einem solchen Prothallium einen Teil der Randzone stark auswachsend und vom übrigen getrennt, so wird der Anschein eines dorsiventralen Prothalliums entstehen können.

Dies geschieht nicht selten bei Lyc. Selago. Die Gestaltungsverhältnisse sind hier ziemlich mannigfaltige, aber schließen sich doch den oben besprochenen Formen an, doch ist das Prothallium ausgezeichnet durch das Vorhandensein gegliederter „Haare“ (Paraphysen) zwischen den Sexualorganen, im übrigen ist es radiär und kann bei gleichmäßigem Wachstum hier auch Becherform annehmen.

Meist aber wachsen einzelne Randpartien des Meristems aus zu oft langgestreckten Prothallien, die dann, ihrer Entstehung entsprechend, die Sexualorgane nur auf einer Seite tragen, während die Rhizoïden an der Basis radiär verteilt sein können; es entstehen solche Formen nach Bruchmann da, wo die Prothallien in festerem Erdreich aus der Tiefe der Erdoberfläche zustreben.

Diesen dorsiventralen aber, wie erwähnt, auf die gewöhnliche Form zurückführbaren Prothallien schließe ich die des „Phlegmaria“-Typus an [1]). Es gehören hierher nach Treub außer L. Phlegmaria auch L. carinatum und der Hauptsache nach L. Hippuris und L. nummularifolium. Diese Arten haben fadenförmige, unbegrenzt an der Spitze wachsende, dünne, chlorophylllose Prothallien, von denen mir besonders wichtig erscheint, daß sie die Sexualorgane einseitig tragen; sie haben wie die von L. Selago Paraphysen und besitzen unten zu erwähnende merkwürdige Brutknospen. Ihre erste Entstehung ist nicht bekannt, ich leite sie aber aus radiären Prothallien durch einseitige Aussprossung ab, wie die von L. Selago. Ob diese Ableitung und die ganze Verkettung der verschiedenen Prothalliumformen, wie sie oben versucht wurde, richtig ist, fragt sich. Aber nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse scheint sie mir eine ungezwungene zu sein, und ich sehe keinen zwingenden Grund, die Kluft zwischen den einzelnen Prothallienformen der Lycopodien für eine so große zu halten, wie Treub und Bruchmann dies thun [1]).

Die Entwicklung der Lycopodiumprothallien von der Sporenkeimung aus ist nur bei wenigen Arten näher bekannt. Bei L. inundatum teilt sich die keimende Spore zunächst durch eine Querwand in eine Basalzelle, *R* (Fig. 270 *1*) und eine obere, in der durch abwechselnd nach rechts und links geneigte Wände zwei Segmentreihen entstehen, es tritt später offenbar ein Körperlichwerden des Keimlings ein, der an seiner Spitze zum ersten Prothalliumlappen (Fig. 270 *2*) auszuwachsen scheint. Treub fand, daß bei L. cernuum und inundatum aus der Spore zunächst ein kleiner Zellkörper, das „tubercule primaire“ hervorgeht, ganz ähnlich dem in Fig. 270 *I* abgebildeten. Dann tritt ein Stillstand in der Entwicklung ein, und es wächst die Scheitelzelle zu einer Zellreihe aus, die sich durch Teilungen zu einem Zellkörper umwandelt. In schwachem Licht werden diese Zellreihen sehr lang und ähnlich wie bei Farnprothallien kann diese Bildung an jungen Prothallien (vielleicht auch an „abgeschwächten“ alten) durch schwache Beleuchtung wieder hervorgebracht werden. Sie können, wenn sie mit dem Boden in Berührung kommen, sekundäre Knöllchen bilden. Bei den saprophytisch lebenden Prothallien, bei denen die Beziehung zum Lichte fortfällt, dürfte wohl aus der Spore ein als solcher fortwachsender Zellkörper

---

[1]) Zu einer mit der obigen übereinstimmenden Auffassung ist neuerdings auch W. H. Lang gelangt, dessen Abhandlung (The Prothallus of Lycopodium clavatum L. Annals of botany, Vol. 13, p. 278 ff.) mir erst nach Abschluß meines Manuskripts bekannt wurde. Die von Lang mitgeteilten Thatsachen sind eine Bestätigung der von Bruchmann beschriebenen.

hervorgehen. Bei L. salakense entspringen aus dem „tubercule primaire" mehrere Auszweigungen (was auch bei L. cernuum gelegentlich eintritt), damit wurde oben die Thatsache in Beziehung gebracht, daß sie eine weniger reiche Ausgliederung erfahren als bei L. cernuum und inundatum. Ein einigermaßen analoger Fall wird unten für Anogr. leptophylla anzuführen sein.

2) Für Selaginella ist oben die Bildung der Mikroprothallien schon geschildert worden, es genügt also, die der Makroprothallien kurz anzuführen. Organographisch ist über sie wenig zu bemerken. Es sind Zellkörper, welche die Makrospore erfüllen und später am Scheitel sprengen. Sie bringen einige Archegonien hervor und bilden auch Rhizoïden, sind aber einer vegetativen Weiterentwicklung nicht fähig. Bei den meisten untersuchten Selaginella-Arten beginnt die Prothalliumentwicklung schon, solange die Sporen noch innerhalb des Makrosporangiums eingeschlossen sind, sie gelangen hier sogar schon zur Archegonienanlegung (so bei Sel. Martensii, lepidophylla, erythropus, serpens u. a., alles anisophylle Formen (vgl. p. 91), bei der einzigen untersuchten isophyllen Selaginella, der S. spinulosa[1]), dagegen bildet sich das Prothallium erst nach der Sporenaussaat. Die Vorgänge bei der Prothalliumbildung[2]) entsprechen denen bei Isoëtes (Kernteilung, freie Zellbildung u. s. w.), es ist die Bildung eines Zellkörpers in dem Scheitelteil der Spore auch hier zeitlich gefördert, wie ja auch nur hier Archegonien angelegt werden, aber die scharfe Abgrenzung durch ein „Diaphragma", welche frühere Untersucher (HOFMEISTER, PFEFFER) zwischen dem erstgebildeten und dem später auftretenden Teile des Prothalliums angenommen hatten, ist nach den neueren Untersuchungen nicht vorhanden.

Merkwürdig sind die von BRUCHMANN bei Sel. spinulosa aufgefundenen „Sprenghöcker": 3 je unter einer „Sporennaht" liegende Zellhöcker, durch deren Volumzunahme die dicke Sporenhaut gesprengt wird; an ihnen entspringen auch die einzigen hier vorkommenden „Trichome", lange, einzellige Schläuche, die wir wohl als etwas modifizierte, wie es scheint, nicht in den Boden eindringende, aber trotzdem der Wasseraufnahme dienende Rhizoïden betrachten dürfen.

b) Equisetum.

Die Prothallien aller untersuchten Equisetum-Arten — es sind freilich nur die in Europa vorkommenden — stimmen miteinander durchaus überein, auch darin, daß sie gewöhnlich diöcisch sind. Es ist die Diöcie hier aber nicht schon in den Eigenschaften der Sporen gegeben, die schlechter ernährten Prothallien werden männlich, die gut ernährten weiblich, und man kann, wie BUCHTIEN[3]) zeigte, weibliche Prothallien durch schlechte Ernährung dazu bringen, statt der Archegonien Antheridien hervorzubringen. Die männlichen Prothallien sind von den weiblichen in keiner Hinsicht wesentlich unterschieden, sie sind den letzteren gegenüber Hemmungsbildungen, und wie auch sonst kann die Hemmung bald früher, bald später eintreten. Übrigens fand ich gelegentlich auch monöcische Prothallien bei E. pratense, das eine hatte schon einen

---

[1]) BRUCHMANN, Untersuchungen über Selag. spinulosa. Gotha 1897, p. 42 ff.

[2]) Vgl. ARNOLDI, Botan. Zeitung 1898.

[3]) BUCHTIEN, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Equisetum. Biblioth. botanica 8 (1887).

Embryo und oben auf den Lappen Antheridien, das andere war in einer Längshälfte weiblich, dann war das Meristem durch eine ameristische Zone unterbrochen, darauf folgte die männliche Hälfte, die aber statt der Archegonien Antheridien hervorbrachte. Das Merkwürdige bei Equisetum ist nur, daß die weiblichen Prothallien nicht zuerst Antheridien hervorbringen [1]).



Fig. 273. Equisetum pratense, weibliches Prothallium von der Unterseite. *A*, *A* Archegonien. 35mal vergr.

[1]) So ist es bei den meisten anderen isosporen Pteridophyten. Es ist wahrscheinlich auch bei Equisetum möglich, aus männlichen Prothallien durch Versetzung in gute Ernährungsbedingungen weibliche zu machen. Es wird aber, selbst wenn man Sporen einzeln unter anscheinend ganz gleichen Bedingungen aussät, kaum zu erwarten sein, daß sie alle weibliche Prothallien liefern, da die Reaktionsfähigkeit der Sporen nie die ganz gleiche sein wird. Über die Aussaat der Sporen vgl. später.

Betrachten wir zunächst ein weibliches Prothallium, so hat es in seinem Aussehen einige Ähnlichkeit mit einem Prothallium von Lycopodium cernuum, durch die Lappenkrone, die es besitzt und das darunter befindliche Meristem. Aber ein tiefgreifender Unterschied liegt in der Symmetrie: das Prothallium ist nicht radiär, sondern dorsiventral, wir haben, wie bei den Farnprothallien, eine Licht- und eine Schattenseite. Auf letzterer befindet sich ein Meristem, unterhalb der Lappen, aus welchem sowohl nach vorn wie nach rückwärts neue Zellen hervorgehen. Gegen die Lappenkrone hin entstehen Archegonien und neue Lappen, so daß die Archegonien zwischen die Lappen zu liegen kommen und nach der Oberseite des Prothalliums hin verschoben erscheinen; gegen die Basis des Prothalliums hin erscheinen neue Rhizoïden. Das Meristem verläuft aber, wie auch aus der Abbildung erhellt, nicht ununterbrochen. Die Lappen dienen einerseits als Assimilationsorgane, andererseits halten sie Wassertropfen fest und erleichtern so die Befruchtung, der körperliche Teil des Prothalliums aber speichert hier, wie bei den Lycopodien und Farnen, die Reservestoffe auf, die dann später vom Embryo aufgebraucht werden.

Die männlichen Prothallien (Fig. 262) sind meist kleiner, mit weniger und kleineren Lappen versehen, auch chlorophyllärmer als die weiblichen, schwanken aber in ihrer Ausbildung je nach den Lebensbedingungen und dem davon abhängenden Zeitpunkt, in welchem die Antheridienbildung eintritt. Ist dies verhältnismäßig spät der Fall, so gleichen die männlichen Prothallien den weiblichen, sie haben ein Meristem, das nach oben hin neue Antheridien erzeugt, die Lappenbildung aus dem Meristem aber unterbleibt; besonders auffallend tritt dies hervor, wenn weibliche Prothallien in männliche überführt werden. Tritt die Antheridienbildung schon früh ein, so treffen wir häufig „ameristische“ Prothallien, die Antheridien an den Spitzen der Lappen tragen können. Daß es für die Verbreitung der Spermatozoen vorteilhafter ist, wenn die Antheridien freistehen (d. h. keine Lappen vorhanden sind) bedarf keines Beweises.

Die ersten Keimungserscheinungen der Equisetumsporen werden von äußeren Bedingungen stark beeinflußt. Wie schon der Chlorophyllgehalt zeigt, sind sie auf sofortige Keimung eingerichtet; es wird von der Spore zunächst die Rhizoidmutterzelle abgeschnitten, die Rhizoiden sind bei starkem Lichte negativ heliotropisch, dringen aber in einer feucht gehaltenen Atmosphäre nicht in den Boden ein, offenbar wirkt also auch der Hydrotropismus mit beim Eindringen, bei schwacher Beleuchtung in feuchtem Raume werden sie positiv heliotropisch, eine Erscheinung, die für ihre Lebenthätigkeit unter normalen Umständen kaum von Bedeutung sein dürfte.

Aus der Prothalliummutterzelle geht unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen zunächst eine Zellreihe hervor, die zu einer Zellfläche wird, an der durch Auswachsen einzelner Zellen eine Verzweigung eintritt; auf der Schattenseite des schon mehrere Zelllagen dick gewordenen Prothalliums tritt dann ein Meristem auf, das neue Lappen und Archegonien bildet. Stärkere Beleuchtung ruft frühere Flächenbildung hervor, bei starker Nährstoffzufuhr kann auch sofort ein Körperlichwerden eintreten, aber es ist dies nicht der Verlauf, den die Entwicklung gewöhnlich nimmt. Wir werden ganz analoge Fälle von Plasticität auch bei den Farnprothallien anzuführen haben.

c) Filicineen.

Die Gestaltungsverhältnisse der Farnprothallien haben zwar den Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gebildet, aber trotzdem ist unsere Kenntnis derselben noch eine sehr lückenhafte, es dürfte noch nicht einmal beim zehnten Teil der Farnarten die Geschlechtsgeneration bekannt sein. Längere Zeit glaubte man, diese sei sehr einförmig gestaltet, ihr Typus sei die in allen Lehrbüchern abgebildete, allerdings sehr häufig vorkommende Ausbildungsform: ein kleiner, herzförmiger Thallus, der auf der Unterseite hinter der Einbuchtung die Geschlechtsorgane (die Antheridien können sich auch auf der einschichtigen Fläche finden) und Haarwurzeln trägt. Es ist nun zunächst klar, daß, selbst wenn alle Farnprothallien äußerlich einander gleich erscheinen würden, dies nur auf der Unvollkommenheit unserer Untersuchungsmethoden beruhen kann. Denn das Prothallium einer Gleichenia muß „innerlich" eine andere Beschaffenheit haben als das eines Aspidium; sonst könnte nicht aus der befruchteten Eizelle des ersteren eine so ganz andere Pflanze hervorgehen als aus der des letzteren. Die Eizelle aber ist nur eine besonders ausgebildete Prothalliumzelle, nicht etwas von den anderen Zellen fundamental Verschiedenes. Indes auch in den äußeren Gestaltungsverhältnissen kommen, wie ich in einer Reihe von Abhandlungen nachzuweisen versucht habe, viel mehr Verschiedenheiten vor, als man früher annahm, die herzförmigen Prothallien, weit entfernt die „typischen" darzustellen, bilden nur einen Einzelfall, der allerdings weit verbreitet, aber doch wohl kaum als ursprünglich anzusehen ist.

Betrachten wir zunächst 1) die eusporangiaten Farne. Die Marattiaceen[1]), deren Prothallien bekeimt sind, zeigen im wesentlichen die oben als „typisch" bezeichnete Gestalt der Farnprothallien, unter denen sie sich durch dunkelgrüne Färbung, fleischige Beschaffenheit (auch die Randpartien sind hier mehrschichtig, und das Prothallium wird meist von vornherein als ein Zellkörper angelegt), sowie den oben erwähnten Bau der Sexualorgane auszeichnen; die Prothallien von Danaea haben mehrzellige Rhizoïden[2]).

Die Prothallien der Ophioglosseen sind nur unvollständig bekannt, sie haben das gemeinsam, daß sie unterirdisch lebende Saprophyten sind, wie die einiger oben geschilderter Lycopodium-Arten. In der Gattung Ophioglossum ist die Geschlechtsgeneration nur bei Ophpedunculosum durch Mettenius aufgefunden worden[3]). Die jüngsten Prothallien stellten Knöllchen dar, aus denen sich ein konischer Fortsatz erhob, der sich bedeutend verlängert und an seiner Spitze unbegrenzt weiterwächst, am Lichte kann dieser cylindrische Prothalliumkörper ergrünen und sich in 2 oder 3 kleine Läppchen spalten (eine Andeutung einer Lappenkrone?). Die Verteilung der Sexualorgane an diesen Prothallien scheint Mettenius als eine radiäre zu betrachten; zweifellos sind sie von einem Pilze bewohnt. Sie haben eine gewisse Ähnlichkeit mit Lycopodiumprothallien, etwa vom Phlegmariatypus, aber diese Ähnlichkeit kann eine rein äußerliche sein.

---

1) Jonkman a. a. O. Daselbst weitere Litteratur.

2) Brebner, On the Prothallus and Embryo of Danaea simplicifolia. Annals of Botany, Vol. X, 1896. Auch die erste Wurzel der Keimpflanze hat mehrzellige Wurzelhaare, ein Umstand, der mir mit dafür zu sprechen scheint, daß wir es mit einem abgeleiteten Verhalten zu thun haben.

3) Mettenius, Filices horti botanici Lipsiensis, 1856, p. 119.

Über Botrychium liegen die älteren Angaben von HOFMEISTER[1]) für Botrychium Lunaria, die neueren von JEFFREY über Botr. virginianum[2]) vor. Die knöllchenförmigen Prothallien tragen die Sexualorgane auf ihrer Oberseite, sind also dorsiventral, auch das Meristem des Prothalliums ist nach oben hin verschoben. Zuerst entstehen, auf einer kammartigen Hervorragung, Antheridien, zu beiden Seiten Archegonien; die Rhizoïden sollen öfters vielzellig sein [namentlich die auf dem Kamm oder den Flanken des Prothalliums entspringenden[3])], während die an der Basis des Prothalliums stehenden einzellige Schläuche sind; die Prothallien sind stets von endophytischen Pilzen bewohnt. Botrychium Lunaria dürfte damit wohl in der Hauptsache übereinstimmen, doch läßt sich aus HOFMEISTER's Angaben über die Lage von Sexualorganen und Meristem nichts entnehmen, und da in beiden Fällen die frühesten Entwicklungsstadien unbekannt sind, wissen wir auch nicht, ob etwa das dorsiventrale Botrychiumprothallium aus der einseitigen Weiterentwicklung eines radiären Anfanges entstanden ist. Daß die Sexualorgane nach oben liegen, ist jedenfalls für die Befruchtung bei diesen unterirdisch lebenden Prothallien vorteilhafter, als wenn sie — wie bei den Marattiaceen u. a. — auf der Unterseite ständen (etwas Ähnliches wird für die knolligen Archegoniophore von Anogramme zu berichten sein), und daß die Prothallien nicht in die Fläche ausgebreitet sind, hängt ohne Zweifel mit der Thatsache zusammen, daß sie nicht assimilieren.

2) Bei den leptosporangiaten Farnen sind unterirdisch lebende Prothallien bis jetzt nicht bekannt, sie besitzen alle (abgesehen von den Mikroprothallien der Salviniaceen und Marsiliaceen) Chlorophyll. Was die Gestaltungsverhältnisse anbetrifft, so sei namentlich auf einen Umstand hingewiesen, der auch in allgemeiner Beziehung von Interesse ist. Es ist der, daß charakteristische Eigentümlichkeiten des Prothalliums oft dadurch nicht hervortreten, daß es schon vor Ausbildung derselben infolge der Hervorbringung eines Embryos sein Wachstum einstellt. Zwei Beispiele mögen dies erläutern. Die Prothallien von Osmunda sind scheinbar herzförmig wie die der Polypodiaceen. Wenn sie aber nicht durch frühzeitige Embryobildung in ihrem Wachstum gehemmt werden, entsteht erst für sie die eigentlich charakteristische Wachstumsform: sie wachsen zu einem bandförmigen, manchen Lebermoosen täuschend ähnlichen Thallus aus, der eine Länge von über 4 cm und eine mehrjährige Lebensdauer erreichen kann[4]), das Gewebepolster der Unterseite (welches hauptsächlich zur Aufspeicherung von Baustoffen dient) erscheint als Mittelrippe, die rechts und links Archegonien trägt, nur der Vegetationspunkt läßt gelegentlich Lappen aussprossen, die man etwa wie bei Dendroceros (p. 262) als rudimentäre Blattbildung betrachten kann. Irgendwelche „Haar"-Bildungen finden sich bei den Osmundaceenprothallien nicht. Ein zweites Beispiel bieten die Cyatheaceen. Das Prothallium kann hier infolge von Embryobildung sein Wachstum einstellen, zu einer Zeit, wo es die ihm eigentümlichen Haarbildungen noch nicht zeigt;

---

[1]) HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. IV. Über die Ophioglosseen. Abh. der K. Sächs. Ges. d. Wissensch., V, p. 657.

[2]) JEFFREY a. a. O.

[3]) Ob es sich dabei nicht eher um Paraphysen handelt?

[4]) GOEBEL a. a. O.

diese „Haare“ sind borstenförmige Zellflächen, die auf beiden Seiten des Prothalliums (bei Balantium antarcticum auch am Rande desselben) auftreten.

Schließen wir der Erwähnung dieser Thatsache noch andere den Cyatheaceen eigentümliche Erscheinungen an, so zu nennen namentlich die bei einigen regelmäßig und zuweilen sehr früh eintretende Verzweigung des Prothalliums. Eine solche tritt gelegentlich auf auch bei Osmunda (Fig. 20) und bei alten Polypodiaceenprothallien, für die Cyatheaceen aber zeigt z. B. Fig. 274 eine Abbildung von Amphicosmia (Hemitelia) Walkerae, wo das Prothallium schon sehr frühzeitig sich gegabelt hat, und bei Hemitelia gigantea finden sich Prothallien mit mehreren Vegetationspunkten (die aus Verzweigung hervorgehen). Diese Erscheinungen[1]) sind deshalb von Interesse, weil sie uns einen Hinweis darauf geben, wie durch Verlegung des Auftretens der Sexualorgane in einen früheren Zeitpunkt der Prothalliumentwicklung eine Rückbildung des Prothalliums zustande kommen kann, wie sie bei den Mikroprothallien der heterosporen Formen in so auffallender Weise hervortritt, können doch bei schlecht ernährten Farnprothallien, wenn sie erst 2 Zellen gebildet haben, Antheridien auftreten.

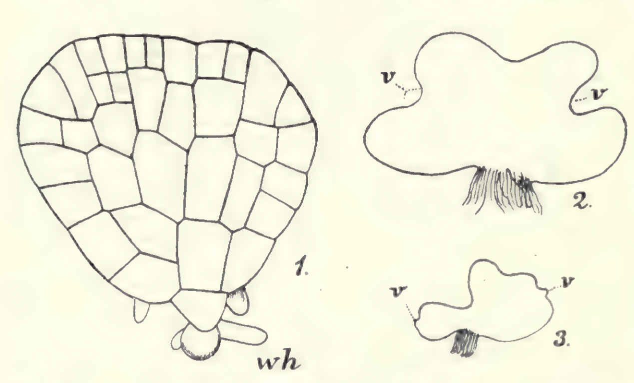


Fig. 274. Hemitelia (Amphicosmia) Walkerae. Prothallienentwicklung. *1* junges Prothallium (stärker vergrößert als *2* und *3*), *wh* Rhizoid, die Prothallien *2* und *3* haben je 2 Vegetationspunkte (*v*).

Was die Polypodiaceen anbelangt, so sei zunächst hervorgehoben, daß sie stets nur einzellige „Haare“ haben, wenn überhaupt solche vorhanden sind; es sind teils „Drüsenhaare“, teils „Borstenhaare“ (Fig. 275), beide wohl als Schutzorgane gegen kleine Tiere aufzufassen. Einen Übergang zu den Haarbildungen der Cyatheaceen finden wir bei den Dicksonieen, die auf der Ober- und Unterseite, sowie am Rande der Prothallien Drüsenhaare besitzen, die auf einer Trägerzelle stehen, aus der eine (mitunter verzweigte) Zellreihe hervorgehen kann. Von der gewöhnlichen Herzform machen außer den unten zu erwähnenden Vittarieen und Anogramme-Arten auch einige epiphytisch lebenden Polypodiaceen eine Ausnahme, die lang-bandförmige Prothallien haben, mit keinem fortlaufenden Gewebepolster auf der Unterseite, nur an den Stellen, wo Archegonien auftreten, wird das Prothallium mehrschichtig (vgl. Fig. 275 *A*). Ihr Verhalten mag insofern mit der epiphytischen Lebensweise zusammenhängen, als epiphytische Farnprothallien vielfach offenbar nur unter besonders günstigen Umständen Archegonien hervorbringen, in der

[1]) Analog ist die, daß bei herzförmigen Polypodiaceen und Aneimiaprothallien mit ungleichzeitiger Entwicklung der beiden Flügel die Bildung des einen unterdrückt werden kann, wenn frühzeitig ein Archegonium befruchtet wird.

Zwischenzeit aber vegetativ leben, womit auch die unten zu erwähnende Vermehrung durch Brutknospen zusammenhängen mag.

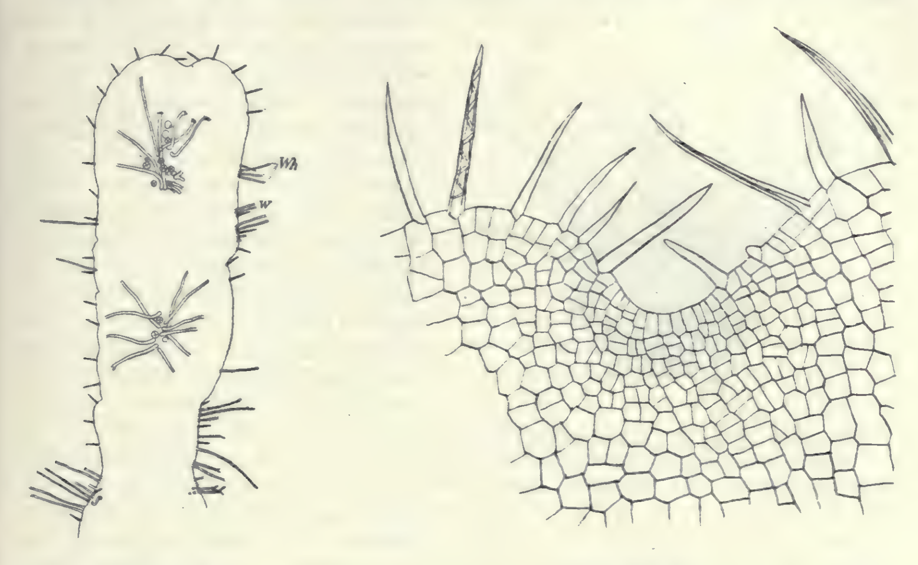


Fig. 275 *A*. Fig. 275 *B*.

Fig. 275 *A*. Prothallium von Polypodium obliquatum von unten. Am Rande Borsten und Rhizoïden (*Wh*). Auf der Unterseite 2 Gruppen von Archegonien, von Rhizoïden umgeben (nur an diesen Stellen ist das Prothallium mehrschichtig). Vergr.

Fig. 275 *B*. Polypodium obliquatum. Scheitel eines bandförmigen Prothalliums mit Borstenhaaren, an einem derselben die Wand durch Quellung in Kalilauge schraubenbandförmig gespalten. Stark vergr.

Die anderen Polypodiaceen haben, wie erwähnt, meist herzförmige Prothallien, die aber nicht immer auf dieselbe Weise zustande kommen.

Die Sporen bilden bei der Keimung zunächst einen Zellfaden, dessen Länge von äußeren Faktoren abhängig ist. Es wurde schon bei Be-

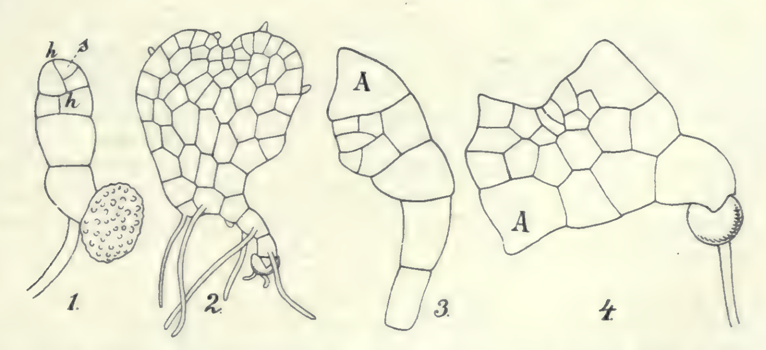


Fig. 276. Farnprothallien verschiedenen Alters (vergr.). *1* Hymenolepis spicata, junges Prothallium, an welchem unten die Sporenhaut ansitzt, *h*, *h* Längswand, die, etwas schief zur Prothallium-Längsachse verlaufend, die Scheitelzelle *s* abschneidet. *2* (stärker vergr. als *1*) älteres Prothallium eines unbestimmten Farn. Die zweischneidige Scheitelzelle ist durch eine Perikline geteilt und dadurch „Randzellenwachstum eingeleitet. *3* und *4* Asplenium Nidus *A* Endzelle des Prothalliums, das Meristem entsteht seitlich.

sprechung der Lebermoose (p. 334) darauf hingewiesen, daß die Form des Keimlings von äußeren Bedingungen abhängig ist, und daß die Fadenform eher ermöglicht, in günstige Lichtverhältnisse zu gelangen, ähnlich wie bei Keimlingen von Samenpflanzen dies oft durch starke Verlängerung des hypokotylen Stempelgliedes geschieht. Nun wird bei den Polypodiaceen das Fadenstadium auch bei den günstigsten Bedingungen nicht oder doch nur sehr selten übersprungen [1]). Wenn die Sporen dicht gedrängt keimen, sehen wir es länger beibehalten (Fig. 279 *V*) und nicht selten eine Verzweigung der Fäden eintreten, bei einzeln keimenden Sporen, die günstigen Beleuchtungsbedingungen ausgesetzt sind, geht schon die zweite Zelle des Fadens oft zur Flächenbildung über [2]). So war es z. B. bei allen von mir untersuchten Keimlingen von Pteris longifolia, die einzeln auf Schlammerde aufgegangen waren. Es wird ohne Zweifel auch durch andere Umstände als durch schwache Beleuchtung möglich

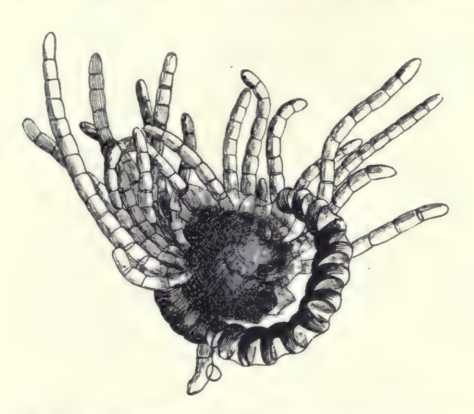


Fig. 277. Sporangium von Acrostichum peltatum, in welchem (an der Pflanze) die Sporen keimten; sie haben sämtlich nur Zellreihen entwickelt. Vergr.

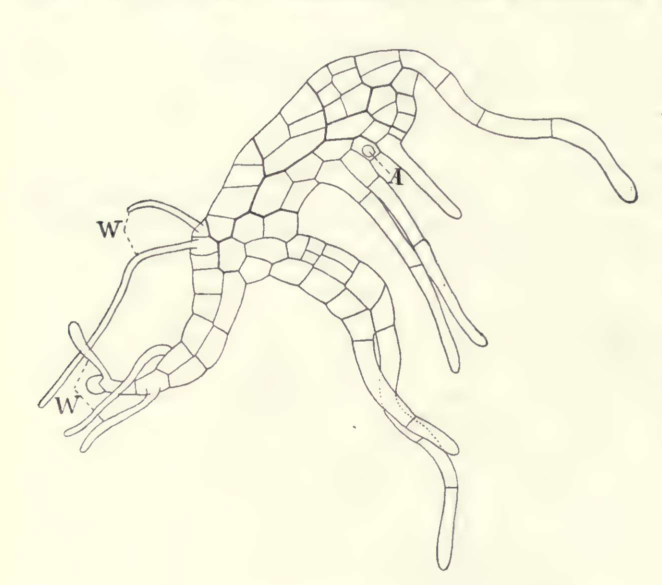


Fig. 278. Prothallium von Alsophila australis, welches infolge ungünstiger Ernährungsverhältnisse zur Fadenbildung zurückgekehrt ist. *W* Rhizoiden. *A* Antheridium. Auch die zweischneidige Scheitelzelle (die Segmentgrenzen sind stärker ausgezogen) ist zum Faden ausgewachsen. Vergr.

[1]) Es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, daß man, ähnlich wie bei Equisetum, durch besondere Kulturbedingungen dies künstlich erreichen könnte.

[2]) Auch die erste Zelle kann bisweilen Längsteilungen erfahren und es ist sehr wahrscheinlich, daß es durch bestimmte Kulturmethoden bei manchen Farnen gelingen wird, aus der Spore zunächst einen Zellkörper hervorgehen zu lassen, wie dies normal zuweilen bei den Marattiaceen geschieht.

sein, die Keimlinge länger auf dem Fadenstadium zurückzuhalten[1]) und es ist ferner möglich, dies auch später wieder hervorzurufen. Junge Keimlinge, die noch nicht typisches „Meristem“ gebildet haben, gehen, in schwache Beleuchtung versetzt, leicht wieder zur Fadenbildung über, ähnlich, wie dies oben für Preissia geschildert wurde (p. 206). Bei älteren Prothallien ist dies nur dann der Fall, wenn sie ihr Meristem verloren haben[2]) und durch ungünstige äußere Verhältnisse „abgeschwächt“ sind, während sie sonst mehrzellige Adventivsprossen erzeugen (vgl. unten). Das „Optimum“ für die Fadenform liegt eben tiefer als das für die Flächenbildung[3]). Diese wird im Keimfaden angelegt durch Längsteilung, nachdem gewöhnlich vorher schon (oft sehr frühe) aus der der Sporenhaut angrenzenden Stelle des Fadens das erste Rhizoïd hervorgegangen war, dem später zahlreiche andere folgen, bei Erdprothallien entspringen sie bei normaler Lage stets auf der Unterseite, bei epiphytisch wachsenden auch aus dem Rande (Fig. 275). Die Zellenanordnungsverhältnisse hier zu schildern, ist nicht erforderlich. Erwähnt sei nur, daß am Ende der jungen Zellfläche sehr häufig sich eine „zweischneidige“ Scheitelzelle befindet, die aber später durch eine Perikline geteilt wird[4]), worauf „Marginalwachstum“ eintritt (Fig. 276 *2*). Die beiden Flügel des Prothalliums erheben sich rechts und links von dem Vegetationspunkt, die Herzform ist erreicht und es beginnt die Bildung des mehrschichtigen Zellpolsters. Diesem oft geschilderten Verhalten gegenüber steht zunächst, daß die beiden Prothalliumflügel u n g l e i c h z e i t i g entstehen, die zuerst aus dem Keimfaden entstandene Prothalliumfläche baut zunächst den einen Prothalliumflügel auf, das den Vegetationspunkt des Prothalliums bildende Meristem dagegen kommt in eine seitliche Lage und unterhalb desselben sproßt der zweite Prothalliumflügel hervor. Diesen Vorgang erläutert Fig. 279 für Pteris longifolia. Hier bildet sich aus dem Keimfaden zunächst eine einschichtige Zellfläche, ohne Beteiligung einer Scheitelzelle, die Antiklinen divergieren am Scheitel; es läßt sich die Art und Weise, wie die Zellen gefächert werden, auch an älteren Stadien, wie z. B. dem in Fig. 279 *II* gezeichneten, leicht ablesen. Die Intensität der Zellvermehrung bleibt am stärksten an einer s e i t l i c h an dieser Zellfläche gelegenen Stelle, hier findet sich das Meristem (in dem oft eine zweischneidige Scheitelzelle zu erkennen ist).

Unterhalb desselben sproßt dann der zweite Prothalliumlappen hervor, der, zunächst natürlich viel kleiner als der erste, allmählich dessen Größe erreicht. Hier bildet also die erst entstandene Zellfläche einen großen Teil des ersten Prothalliumlappens, in anderen Fällen einen nur kleinen. So sehen wir in Fig. 276 *4* ein junges Prothallium von Asplenium Nidus, bei welchem das Meristem schon in früherem Entwicklungsstadium als bei Pteris longifolia seitlich liegt, es geht, wie die Vergleichung mit Fig. 276 *3* zeigt, aus der zweiten Zelle des Zellfadens her-

---

[1]) So zeigt Fig. 277 ein Sporangium von Acrostichum peltatum, in welchem die Sporen, noch während das Sporangium auf dem Sporophyll festsaß, ausgekeimt haben: sie sind sämtlich zu tiefgrünen Zellreihen ausgewachsen, die natürlich nur eine sehr geringe Zufuhr von Aschenbestandteilen erhalten.

[2]) GOEBEL, Über Jugendzustände etc. (Sitzungsber. der kgl. bayr. Akad. d. Wiss. 1896).

[3]) Übrigens können Längsteilungnn auch bei Prothallien eintreten, die (unter besonderen Bedingungen) sich im Finstern entwickelt haben.

[4]) Bei Lygodium bleibt sie dauernd erhalten.

vor, der mit einer Papille abschließt; bei Platycerium[1]) geht das Meristem aus der einen Hälfte der Endzelle hervor.

Ich bin auf diese Verhältnisse hier kurz eingegangen, nicht weil ihnen eine große Bedeutung zukommt, sondern weil sich zeigen ließ,

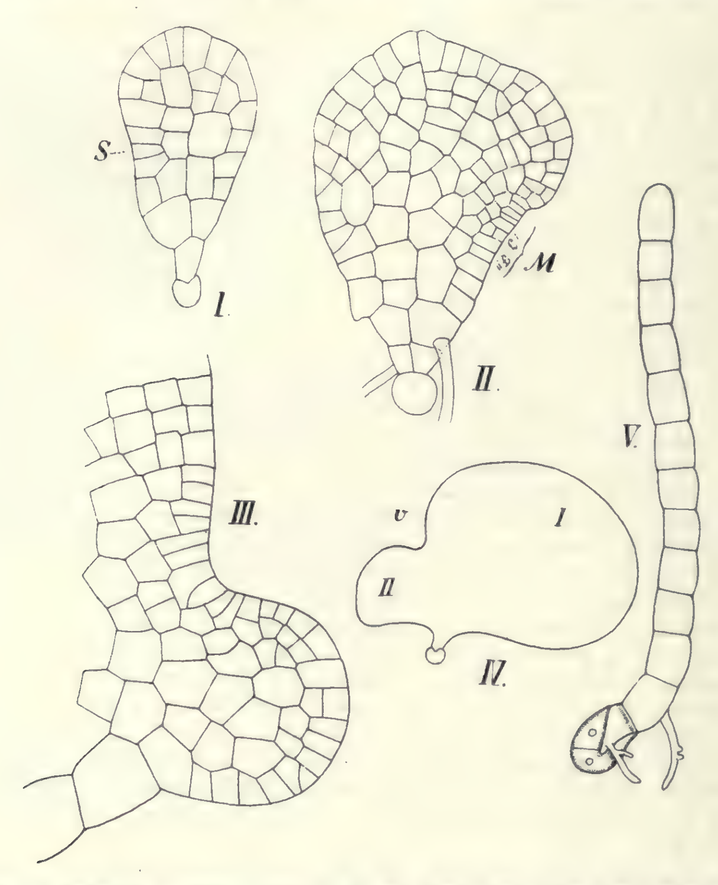


Fig. 279. *I—IV* Pteris longifolia. *IV* schwach, die anderen Fig. stärker vergrößert. Bei *II* ist die erste Fadenzelle des Prothalliums durch die Spore verdeckt. *V* Acrostichum peltatum. Fadenprothallium bei Keimung innerhalb der noch festsitzenden Sporangien entstanden.

daß 1) von terminaler (*a*) zu seitlicher (*b*) Meristemanlage alle Abstufungen vorkommen, und 2) weil bei verschiedenen Farnabteilungen beides vorkommt. So sind alle Gymnogrameen, deren Prothalliumentwicklung bekannt ist, durch seitliche Meristemanlage und späteres Auftreten des zweiten Prothalliumflügels ausgezeichnet, unter

[1]) Ganz ähnlich ist es oft auch bei Aspidium filix mas u. a. Bei Platycerium kann das Meristem auch zuweilen terminal stehen, übrigens könnte man auch in den Fällen, in welchen an der Spitze eines Zellfadens eine zweischneidige Scheitelzelle entsteht, sagen, daß diese nur aus einer Hälfte der Terminalzelle hervorgehe. Es ist aber mit solchen Erwägungen zunächst nichts weiter zu erreichen, obwohl analoge Behauptungen (wie die, daß der Laubmoosembryo eigentlich einer Hälfte des Lebermoosembryo entspreche (auch jetzt noch wiederholt werden.

den Schizaeaceen hatten Lygodium terminales, Schizaea und Mohria seitliches Meristem. Wenn die Bildung eines (des zweiten) Flügels unterbleibt, so gelangen wir dadurch zu Prothalliumformen, wie die unten zu schildernden von Anogramme und Vittaria.

Ich glaube nicht, daß man eine phylogenetische Beziehung zwischen apikaler und seitlicher Meristemlagerung konstruieren kann: vielmehr haben wir ein lehrreiches Beispiel vor uns, daß zwei „Entwicklungsmöglichkeiten" *a* und *b* gegeben sind, zwischen denen zuweilen eine und dieselbe Art schwankt, und von denen — soweit unsere dürftigen Kenntnisse uns beurteilen lassen — bald *a*, bald *b* sich in mehr als einem Verwandtskreis herrschend gemacht haben, obwohl es für die Lebensweise ganz gleichgiltig erscheint, ob *a* oder *b* auftritt. Daß aber die Herzform schließlich bei diesen Formen immer, wenngleich auf verschiedenem Wege, „angestrebt" wird, dürfte damit zusammenhängen, daß sie eine vorteilhafte Gestaltung darstellt. Die Flügel liegen, da sie keine Rhizoïden entwickeln, dem Boden nur lose auf, man überzeugt sich leicht, daß unter ihnen Wassertropfen sich sammeln[1]) (Fig. 280), welche dann von dem Mittelteil des Prothalliums mit seinen durch zahlreiche Rhizoïden gebildeten kapillaren Hohlräumen leicht angesogen werden können. Die Fig. 280 zeigt ein Prothallium von Osmunda, welches einer lange vernachlässigten Kultur auf einem sehr nährstoffarm gewordenen Substrat entstammt. Es war schmächtig geworden, die Flügelbildung war fast ganz unterdrückt, Archegonien traten gar keine auf, Antheridien zahlreich, meist am Rande. Nach Versorgung mit Nährstoffen trat bald Flügelbildung ein, und traten Archegonien auf; zur Fadenbildung kehren die Osmundaceenprothallien offenbar viel weniger leicht zurück als die anderer Farne.

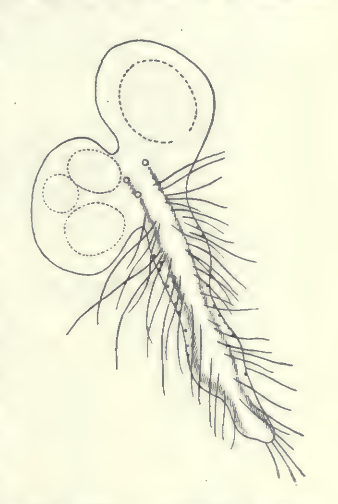


Fig. 280. Osmunda regalis. Prothallium zuerst schlecht ernährt, fast flügellos mit randständigen Antheridien. Infolge von Nährstoffzufuhr haben sich breite Flügel gebildet, unter denen sich Wassertropfen (punktiert) sammeln.

An die Formen mit ungleichzeitiger Flügelbildung schließt sich die Prothallienbildung der Gattung Anogramme an, die wegen ihrer merkwürdigen Anpassungserscheinungen unten noch zu erwähnen sein wird. Die Herzform wird hier nie erreicht, es bildet sich sozusagen nur ein Flügel aus, mit seitlichem Meristem, hinter dem sich das dieser Gattung eigene knöllchenförmige Archegoniophor bildet.

Auch die genauer untersuchten Vittariaceen haben keine herzförmigen Prothallien. Es entstehen zunächst einfache Zellflächen mit Randwachstum. Sie zerteilen sich in Lappen (Fig. 281), indem einzelne Stellen des Randes in den Dauerzustand übergehen, es kommen so höchst unregelmäßig gelappte, einigermaßen dem Flächenprotonema von Sphagnum vergleichbare Gestalten zustande, welche randständige Archegoniengruppen bilden, die ursprünglich dem Meristem entstammen, später

[1]) Wie dieselben entstehen, sei hier nicht weiter erwähnt.

aber durch in den Dauerzustand übergegangene Teile von ihm getrennt werden.

Dieser Prothalliumform schließt sich die von Hymenophyllum an. Auch hier haben wir es mit einem reich verzweigten einschichtigen Prothallium zu thun, an welchem nur die in Mehrzahl auftretenden Archegonienpolster mehrschichtig sind; das Meristem ist mehr auf die Spitzen der Prothalliumlappen beschränkt, und diese sind Vittaria gegenüber mehr bandförmig gestreckt. Die Rhizoïden entspringen am Rande. In Fig. 282 ist ein Stück eines Prothalliums von Hymenophyllum axillare abgebildet. An fünf Stellen des Randes des einschichtigen Prothalliums

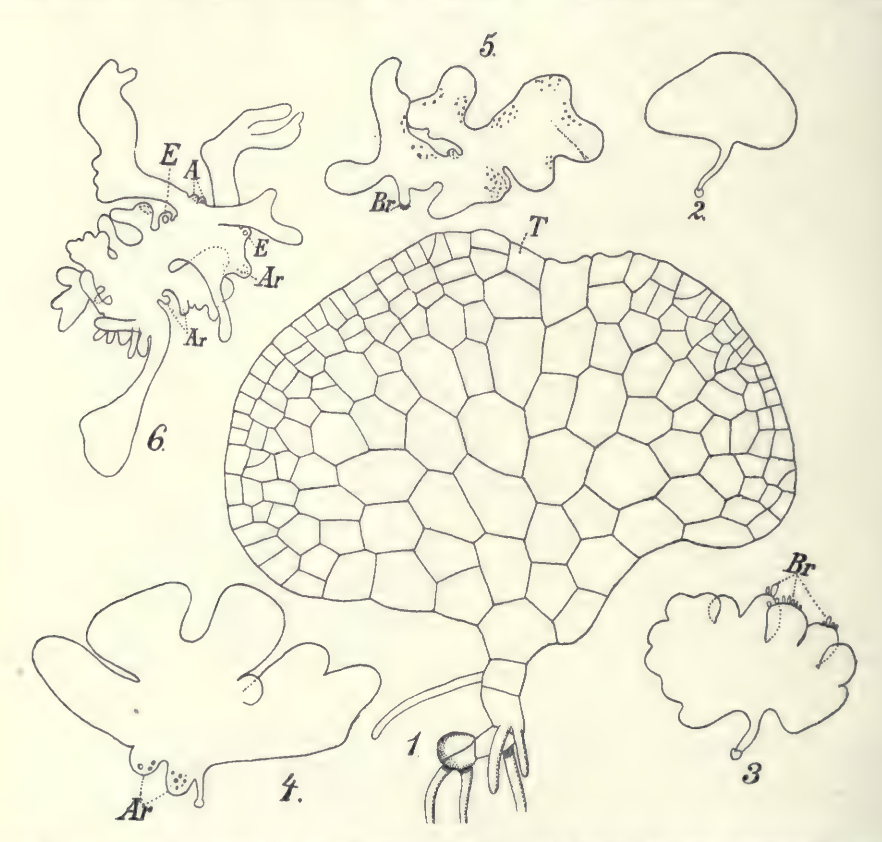


Fig. 281. Prothallienbildung von Vittaria. *1* stark, die übrigen Figuren schwächer vergr. Bei *Ar* Archegonien, bei *E* Embryonen, *Br* Brutknospen.

haben sich archegonientragende Zellpolster gebildet (*A*). Diese hingen ursprünglich (wie oben rechts noch zu sehen ist) mit dem apikalen Meristem noch zusammen, und da das Gewebe dieser Polster längere Zeit meristematische Beschaffenheit behält, so springt es öfters lappenförmig über den Rand vor. Die Prothallien können sich vegetativ durch Absterben von hinten her und Vereinzeln der Zweige vermehren, außerdem aber besitzen viele Hymenophyllenprothallien, wie unten zu zeigen sein wird, noch besondere Vermehrungsorgane. Die Gestaltung der

Prothallien ist bei allen bis jetzt untersuchten (allerdings nur wenig zahlreichen) Hymenophyllumarten übereinstimmend. Nicht so bei Trichomanes. Wir haben hier bei einigen Formen Prothallien, die von den bis jetzt geschilderten wesentlich abweichen und an den Habitus der Moosprotonemen erinnern. So bei Tr. rigidum, diffusum u. a. Die der erstgenannten Art stellen Räschen aus verzweigten Zellfäden dar, von denen die meisten oberirdisch, einige auch unterirdisch verlaufen. Einzelne kurze Äste werden zu Trägern der Archegonien, zu „Archegoniophoren", sie

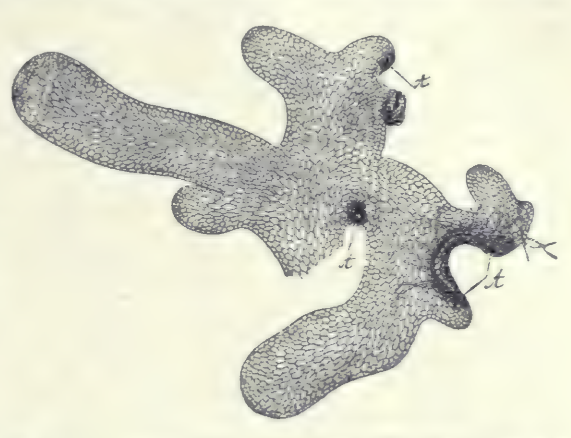


Fig. 282. Oberes Stück eines Prothalliums von Hymenophyllum axillare. Bei *A* Archegoniengruppe. (Vergr.)

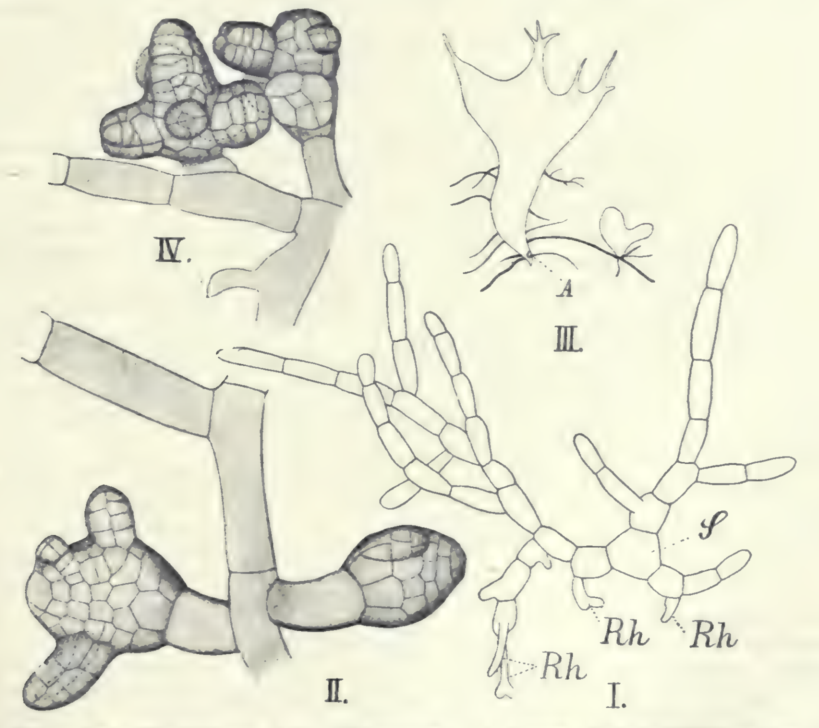


Fig. 283. Prothalliumbildung von Trichomanes. *I* Junges Fadenprothallium von Tr. diffusum, die Spore (*S*) hat nach drei Richtungen hin Fäden entwickelt. *Rh* Rhizoïden. *II* Tr. rigidum, Fadenstücke des Prothalliums mit 2 Archegoniophoren. *III* Habitusbild von Tr. sinuosum (schwach vergr.), von der Zellfläche gehen Fäden aus, an denen neue Zellflächen entstehen können. *A* Stelle eines Archegoniophors. *IV* Stück eines Fadenprothalliums von Tr. sinuosum, welches 2 Archegoniophore trägt, die in Zellflächen übergehen (stark vergr.).

werden zu Zellkörpern, während die Antheridien an gewöhnlichen Fadenzellen stehen, eine Verschiedenheit, die biologisch leicht verständlich ist und im wesentlichen ja auch bei anderen Farnprothallien wiederkehrt. Die Archegoniophore sind Zellkörper begrenzten Wachstums, welche die Archegonien in radiärer Verteilung tragen.

Einen Übergang zu Hymenophyllum bieten nun diejenigen Trichomanesprothallien, welche nicht nur Fäden, sondern auch Zellflächen entwickeln, die letzteren sind aber nur mit begrenztem Wachstum ausgestattet, etwa wie die Assimilationsorgane am Protonema von Tetraphis und verwandten Laubmoosen (vergl. p. 344). Die Grundlage des ganzen Prothalliums, sozusagen sein Gerüste, bilden die Fäden, wie denn auch aus den Zellflächen vielfach Zellfäden entspringen, Fig. 283, *III* (vergl. den analogen Fall für die Blätter von Buxbaumia, p. 349). Die Zellflächen lassen sich hier also als eine Umbildung der Zellfäden betrachten (dies geht auch aus der Verteilung der Sexualorgane hervor). Die Antheridien stehen an den Fäden (seltener am Rande der Flächen), die Archegonien auf Archegoniophoren, die als Zellkörper an den Enden kurzer Fäden sich bilden, ähnlich wie bei T. rigidum, nur daß hier häufig (aber nicht immer) die Archegonien in dorsiventraler Verteilung auftreten. Die Archegoniophore können zu Zellflächen auswachsen, wenn die Embryobildung unterbleibt, die Archegonienpolster stehen dann am Rande der Unterseite dieser Zellflächen, das Ganze erinnert an das Verhalten der Prothallien von Hymenophyllum. Diese Art verbindet also die Fadenprothallien von Trichomanes rigidum u. a. mit den Flächenprothallien von Hymenophyllum. Wir sehen bei Trich. sinuosum Zellfäden zu Zellflächen werden. Geschieht dies schon frühzeitig bei der Keimung, so wird das Fadenstadium als ein rasch vorübergehendes Jugendstadium erscheinen, die Zellkörper, die als Archegoniophore zu bezeichnen sind, bilden sich dann direkt am Rande dieser (mit unbegrenztem Wachstum ausgestatteten) Flächen nicht erst unter Vermittlung eines Zellfadens. Auf eine solche Ableitung deuten auch die ersten Keimungsstadien hin. Diese zeigen, daß aus der Spore hier meist mehrere Zellfäden entspringen, und zwar gewöhnlich drei, was ich auf eine frühzeitig eintretende Verzweigung zurückgeführt habe (diese unterbleibt aber z. B. bei Trich. maximum und Trich. radicans, die wesentlich wie andere leptosporangiate Farne keimen). Von den drei angelegten Zellfäden können sich bei Trichomanes alle als solche entwickeln, bei Hymenophyllum geht einer rasch zur Flächenbildung über, die anderen bleiben zurück.

Wenn wir die für die Farne mitgeteilten Thatsachen über Prothalliumbildung überblicken, so drängen sich verschiedene Fragen auf. Einmal die: läßt sich in der Mannigfaltigkeit der Gestaltungsverhältnisse ein verbindender Faden auffinden, lassen sie sich in Reihen anordnen, die unter sich Zusammenhänge zeigen und sich anknüpfen an die Geschlechtsgeneration der Moose? Ich habe diese Frage früher dahin zu beantworten gesucht, daß ich hervorhob, daß, wenn wir eine solche Anknüpfung versuchen — wobei wir uns ja immer auf dem Gebiete unsicherer Hypothesen bewegen — es von vornherein verfehlt erscheine, die Gestaltung der Geschlechtsgeneration der Moose ins Auge zu fassen, wie sie jetzt im fertigen Zustand (d. h. zur Zeit der Bildung der Geschlechtsorgane) vorliegt, denn auch dieser ist, wenn wir uns auf den Standpunkt der Descendenztheorie stellen, das Resultat einer langen Entwicklung, welche von einfachen Gestaltungsverhältnissen ausging. Diese einfachen Urformen können wir uns, anknüpfend an die bei der Keimung vieler Bryo-

phyten auftretende Gestalt des Vegetationskörpers, vorstellen in Gestalt verzweigter Fäden, denen die Geschlechtsorgane aufsaßen (vergl. Buxbaumia, p. 348 ff.). Der Teil der Fäden, welcher die Archegonien trägt, erfuhr, dem „Bedürfnis" einer besseren Ernährung entsprechend, eine massigere Entwicklung, er wurde zu einem Zellkörper, wie wir ihn bei Trichomanes rigidum sehen, einem Archegoniophor. Bei Trichomanes sinuosum sehen wir dies flächenförmig auswachsen und so sich der Gestaltung der übrigen Farnprothallien nähern. Wenn wir annehmen, daß dies Vegetativwerden der Archegoniophore, welches eine rasche Ernährung des Embryos ermöglicht, in ein früheres Entwicklungsstadium verlegt wird, so wird dadurch die fadenförmige Entwicklung des Prothalliums abgekürzt, sie tritt, wie bei den meisten leptosporangiaten Farnen nur noch auf den ersten Entwicklungsstufen auf und kann schließlich ganz verloren gehen, es kann bei der Keimung sogleich ein Zellkörper entstehen, ähnlich wie dies ja bei manchen Angehörigen sowohl der Lebermoose als der Laubmoose der Fall ist. Endlich sehen wir, daß die verschiedenen Formen der Flächenbildung (terminale und seitliche Meristembildung, Herzform und einfache Flächenbildung) miteinander durch Übergänge verknüpft sind. Wir sehen also Zusammenhänge. Ob dieselben aber einer phylogenetischen Reihe entsprechen, ist durchaus unsicher. Man kann auch hier, wie dies schon bei den Moosen hervorgehoben wurde, die Reihe umkehren, ausgehen von Formen, die mit körperlichen Prothallien wie die der Lycopodien beginnen, die von radiärer Gestaltung übergehen in dorsiventrale, was wir z. B. bei Lycopodium Selago verfolgen konnten, und die Bildung von Zellfäden lediglich betrachten als Anpassung an die Umgebung. Freilich ist derzeit nicht einzusehen, warum innerhalb der im allgemeinen doch unter gleichen Lebensbedingungen vorkommenden Hymenophylleen die Arten von Trichomanes der Hauptsache nach ein Fadenprothallium, die von Hymenophyllum[1]) ein Flächenprothallium haben sollen. Aber es wird bei unseren jetzigen Kenntnissen auf eine einigermaßen sichere phylogenetische Deutung der Prothallien überhaupt nicht zu rechnen sein, wir werden uns begnügen müssen, überhaupt Zusammenhänge aufzufinden, deren genetische Bedeutung unsicher bleibt. Schon nach der Struktur der Spermatozoen ist, wie wir sahen, eine monophyletische Entstehung der Pteridophyten unwahrscheinlich, und die Ähnlichkeiten, die z. B. zwischen einem Ophioglossum- und einem Lycopodiumprothallium bestehen, brauchen noch in keiner Weise auf einen genetischen Zusammenhang beider zu deuten, es ist viel wahrscheinlicher, daß diese Ähnlichkeit ebenso zustande gekommen ist, wie die, die auf p. 251 für die Gestaltung des Thallus mancher Lebermoose geschildert wurde, wo es sich sicher um Parallelbildungen handelt, die, von verschiedenen einfachen Formen ausgehend, zu sehr ähnlichen Gestaltungen gelangt sind.

---

[1]) Wenn die Gestaltung der Hymenophyllaceenprothallien, speciell derjenigen von Trichomanes, eine Anpassungserscheinung wäre, würde man auch bei anderen, unter denselben Lebensbedingungen vorkommenden Formen ähnliche Erscheinungen erwarten dürfen, finden wir ja doch bei der ungeschlechtlichen Generation einiger Polypodiaceen (z. B. Asplenium obtusatum f. aquatica), Osmundaceen (Todea-Arten) u. a. ganz ähnliche Anpassungen wie bei den Blättern der Hymenophyllaceen. Bis jetzt ist aber ein derartiger Fall noch nicht bekannt geworden, die Prothallien der genannten Farne stimmen mit den verwandten Formen, nicht mit denen der Hymenophylleen, überein. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß solche Fälle nicht noch gefunden werden könnten. Aber z. B. die Stellung der Archegonienpolster bei Hymenophyllum wird sich doch kaum als ein Anpassungscharakter betrachten lassen, und ob das bei anderen Eigentümlichkeiten der Prothallien gelingen wird, scheint mir vorerst sehr zweifelhaft.

Man wird also wohl innerhalb einzelner natürlicher Gruppen eine Übereinstimmung der Prothallienbildung (welche sich ausspricht durch die Möglichkeit, dieselben in Reihen anzuordnen) ermitteln können, wie wir dies oben für die Hymenophylleen und die übrigen Farne versucht haben; aber sobald man darüber hinausgeht, gelangt man auf immer unsichereren Boden, der zwar für Hypothesen günstige Wachstumsbedingungen bietet, aber nicht imstande ist, ein sicher fundamentiertes Gebäude zu tragen.

Wir haben uns bisher nur mit den Prothallien der isosporen leptosporangiaten Farne beschäftigt; es erübrigt noch, die der heterosporen mit einigen Worten zu besprechen. Auch hier genügt es, nur die Makroprothallien zu erwähnen (betreffs der Mikroprothallien vgl. p. 394 ff.). Sie sind bei den Salviniaceen und Marsiliaceen insofern übereinstimmend, als nur im Scheitel der Makrospore ein Zellgewebe gebildet wird, der größere Teil des Innenraumes der Makrospore dient lediglich als Reservestoffbehälter. Die Prothallien sind chlorophyllhaltig, freilich in verschiedenem Grade; die von Salvinia haben viel, die von Azolla caroliniana sehr wenig Chlorophyll. Salvinia nähert sich auch dadurch am meisten dem Verhalten der übrigen Farnprothallien, daß es ein Meristem besitzt.

Fig. 284 *II* zeigt ein Prothallium von oben betrachtet. Es hat die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks mit abgestumpften Ecken[1]), der der Dreieckspitze zugekehrte Teil bleibt steril, der Grundlinie des Dreiecks etwa parallel sind 3 Archegonien aufgetreten; wenn eines derselben befruchtet wird, hat es damit sein Bewenden, anderenfalls entstehen aus dem mit *sk* bezeichneten Meristem neue. Wir können sagen, daß das ganze Prothallium etwa dem Gewebepolster eines Polypodiaceenprothalliums entspricht, nur daß die Archegonien auf der Oberseite entstehen; sogar 2 Flügel entstehen später aus dem Meristem, aber nicht nach vorwärts, sondern nach rückwärts, indes ist es wohl kaum wahrscheinlich, daß diese Flügel etwa denen des Polypodiaceenprothalliums entsprechen; wahrscheinlich dienen sie dazu, die absorbierende Oberfläche des Prothalliums zu vergrößern und sind so bei der Zufuhr von Aschenbestandteilen für den Embryo beteiligt. Die Thätigkeit der Scheitelkante ist übrigens — ebenso wie bei den Polypodiaceen — eine zeitlich begrenzte, es geht aus ihr wohl eine größere Anzahl von Archegonien, aber keine vegetative Entwicklung hervor, doch wäre möglich, daß sich eine solche vielleicht durch Unterdrückung der Archegonienbildung erzielen ließe[2]).

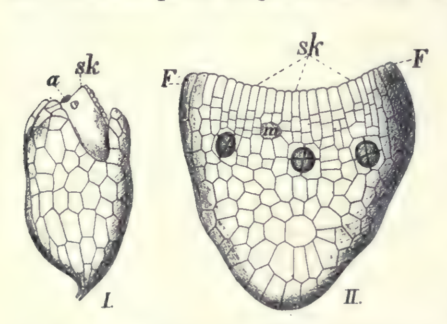


Fig. 284. Salvinia natans. *I.* Gekeimte Makrospore (nach PRINGSHEIM). *a* Archegonien, *sk* Scheitelkante. *II.* (stärker vergr.) nach BAUKE, Prothallium, von oben gesehen, 3 Archegonien und die Mutterzelle (*m*) eines vierten sichtbar. *sk* Scheitelkante, *F* Stellen, wo die Flügel sich entwickeln werden.

[1]) Das ganze Prothallium aber ist auch sattelförmig gewölbt und fällt unterhalb der Scheitelkante steil ab (Fig. 284 *I*).

[2]) Das wird hier aber schwierig sein, weil die der Makrospore mitgegebenen Stoffe das Prothallium offenbar von der Lichtwirkung unabhängig machen.

Die Makroprothallien von Azolla[1]) sind noch kleiner und denen von Salvinia gegenüber reduziert, zur Ausbildung eines Meristems scheint es nicht mehr zu kommen; es bildet sich zunächst ein Archegonium, damit hat es, wenn dieses befruchtet wird, sein Bewenden; bleibt es unbefruchtet, so entstehen bis zu 10 weitere (bei Salvinia findet man an unbefruchteten Prothallien die 4-fache Zahl).

Bei den Marsiliaceen bleibt es bei dem einen Archegonium von vornherein, das Prothallium entwickelt hier zwar Rhizoïden und zeigt, wenn keine Befruchtung stattgefunden hat, eine Wucherung, es bildet aber weder neue Archegonien noch adventive Sprossungen und geht bald zu Grunde. Die Gründe für die Reduktion der Archegonienzahl und im Zusammenhange damit des Prothalliums sind vom biologischen Standpunkt aus, wie mir scheint, einigermaßen verständlich. Bei Marsilia und Pilularia werden Makro- und Mikrosporen stets zusammen ausgesät; daß ein Archegonium unbefruchtet bleibt, ist hier verhältnismäßig (d. h. im Vergleich mit den isosporen Farnen) eine Seltenheit. Bei Salvinia ist die Befruchtung weniger sicher — sie wird aber wahrscheinlicher dadurch, daß längere Zeit neue Archegonien entstehen. Bei Azolla haben die schaumigen Massen, in denen die Mikrosporen eingebettet sind, die merkwürdigen Haken (Glochidien), durch welche sie die Makrosporen sozusagen entern; hier werden schon weniger Archegonien gebildet.

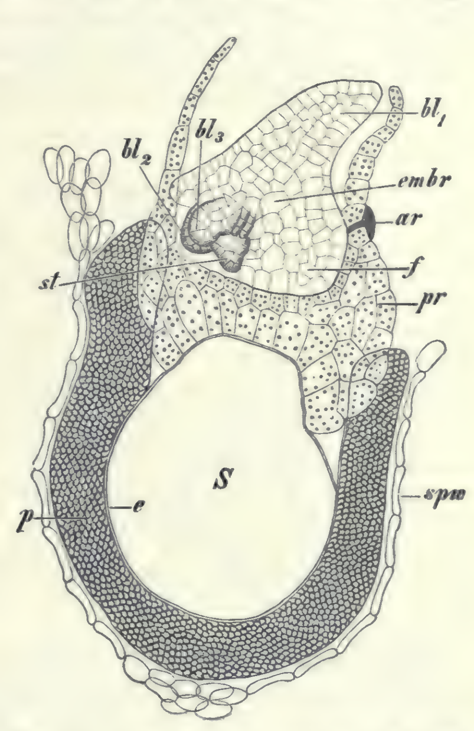


Fig. 285. Salvinia natans. Embryo im Längsschnitt. *pr* Prothallium, *s* Sporenzelle, *e* Exinium, *p* Perinium, *spw* Sporangiumwand, *embr* Embryo, *f* Fuß, bl_1, bl_2, bl_3 die 3 ersten Blätter, *st* Stammscheitel. Vergr. 100. (Nach PRINGSHEIM, Lehrb.)

Im allgemeinen also können wir sagen, es werden um so weniger Archegonien gebildet, je sicherer die Befruchtung erscheint, um so mehr, je weniger dies der Fall ist.

Hier kann auch eine kurze Erwähnung der Prothallienbildung der im System vereinzelt stehenden Isoëten angeschlossen werden. Die sehr einfache Gestaltung der Mikroprothallien wurde schon oben bei Besprechung der Antheridienbildung erwähnt. Die Makroprothallien erfüllen als Zellgewebe den ganzen Innenraum der Makrospore, entwickeln aber kein Chlorophyll und treten aus dem gesprengten Scheitel

[1]) Die Azolla-Makrosporen keimen unter Wasser (S. III, p. 272), also nicht schwimmend und steigen dann erst an den Wasserspiegel empor. Dasselbe beobachtete ich bei Marsilia Drumondi; erst mit der Entwicklung der Intercellularräume der Keimpflanze steigt das ganze Gebilde in die Höhe, die nicht befruchteten Makrosporen bleiben unten liegen.

der Makrospore nur wenig hervor, ihr Entwicklungsgang stimmt ganz mit dem der Makrosporen von Selaginella überein[1]) und ebenso mit der Prothallienbildung in den Makrosporen der Gymnospermen; wie bei Selaginella zeigt das Prothallium insofern eine polare Differenzierung, als seine Bildung in dem dem Scheitel der Spore angrenzenden Teile beginnt, hier allein entwickeln sich auch Archegonien in beschränkter Zahl, das Prothallium ist bei den bis jetzt untersuchten Arten weder fähig zu ergrünen noch weiter zu wachsen. Es läßt sich also nicht leugnen, daß die Makroprothallien von Isoëtes mehr mit denen der Lycopodien als denen der heterosporen Farne übereinstimmen, aber wir kennen nur die heterosporen Formen leptosporangiater Farne, und mit den letzteren hat Isoëtes ohnedies wenig gemeinsam.

Ungeschlechtliche Vermehrung der Prothallien.

Es wurde oben mehrfach darauf hingewiesen, daß die Prothallien sich dadurch vegetativ vermehren oder erhalten können, daß aus den älteren, schon in den Dauerzustand übergegangenen Zellen Neubildungen hervorgehen, die zu Prothallien auswachsen, sogen. Adventivsprosse. Freilich scheinen nicht alle Prothallien dazu befähigt zu sein, Adventivsprosse sind z. B. nicht bekannt bei Lycopod. annotinum, clavatum, complanatum, während bei L. inundatum aus abgerissenen Stücken der Lappenkrone wieder neue Prothallien hervorgehen können, auch bei L. Selago[2]) fand BRUCHMANN Adventivsprossungen an Prothallien, die alt waren oder einen beschädigten Scheitel hatten, Bedingungen, die, wie wir früher hervorhoben, auch für die Farnprothallien in Betracht kommen (vergl. p. 42). Für die Equiseten bedarf die Frage nach der Regenerationsfähigkeit einer neuen Untersuchung, BUCHTIEN stellt sie in Abrede[3]), indes ist nicht einzusehen, warum sie nicht vorkommen sollte. Bei den isosporen Farnen tritt „Adventivsproßbildung" außerordentlich häufig ein, indes braucht auf die Einzelheiten hier nicht näher eingegangen zu werden.

Zur Bildung besonderer ungeschlechtlicher Vermehrungsorgane, die als **Brutknospen** bezeichnet werden, ist es gekommen bei einigen Lycopodiumprothallien, ferner denen vieler Hymenophylleen und Vittarieen; wir sehen also, daß ebenso wie bei den Lebermoosen die Brutknospenbildung mehrmals unabhängig voneinander in verschiedenen Reihen als „Anpassungscharakter" aufgetreten ist. Bei L. Phlegmaria fand TREUB zweierlei Brutknospen, „gewöhnliche" und solche mit verdickter Außenwand. Die ersteren sind eiförmige, auf einem kurzen Stiele aufsitzende[4]) Zellkörper, welche direkt zu neuen cylindrischen Prothallien auswachsen. Die dickwandigen Brutknospen entstehen auf Prothallien, die sich unter ungünstigen Vegetationsbedingungen befinden, sie bestehen aus wenigen Zellen, die aber eine dicke Außenwand haben. Diese Brutknospen sind dazu bestimmt, eine Ruhezeit durchzumachen, sie können das Perennieren der Prothallien auch unter ungünstigen Umständen sichern.

Bei den Hymenophylleen sind Brutknospen sowohl bei Trichomanes- als bei Hymenophyllum-Arten bekannt. Ebenso wie wir die Brutknospen mancher Lebermoose (p. 274) zurückgeführt haben „auf die Bildung von

[1]) Vgl. darüber ARNOLDI, Bot. Zeitung 1896.
[2]) Ebenso finden sich Adventivsprossungen bei L. Phlegmaria.
[3]) a. a. O. p. 24.
[4]) Auch aus den Paraphysen der Sexualorgane können Brutknospen hervorgehen.

Brutzellen, die aber vielfach schon an der mütterlichen Pflanze sich weiter entwickeln", trifft dies auch für die Brutknospen der Farnprothallien zu; es wird genügen, auf die Abbildung Fig. 287 zu verweisen, um die hier stattfindenden Verhältnisse zu veranschaulichen.

Bei den Vittarieen[1]) sind Brutknospen bekannt bei Vittaria, Monogramme, Hecistopteris, wo sie in Gestalt von Zellreihen auftreten. Die beiden Endzellen unterscheiden sich von den übrigen, welche mit Chlorophyllkörpern und Stärke erfüllt sind, durch geringere Größe und mangelnden oder doch sehr geringem Chlorophyllgehalt. Die eine derselben zeigt einen nahezu kreisförmigen braunen Fleck, die Stelle, an welcher die Brutknospe der Trägerzelle aufsaß. Diese Trägerzellen sind ebenso wie bei dem in Fig. 286 abgebildeten Trichomanes nicht gewöhnliche

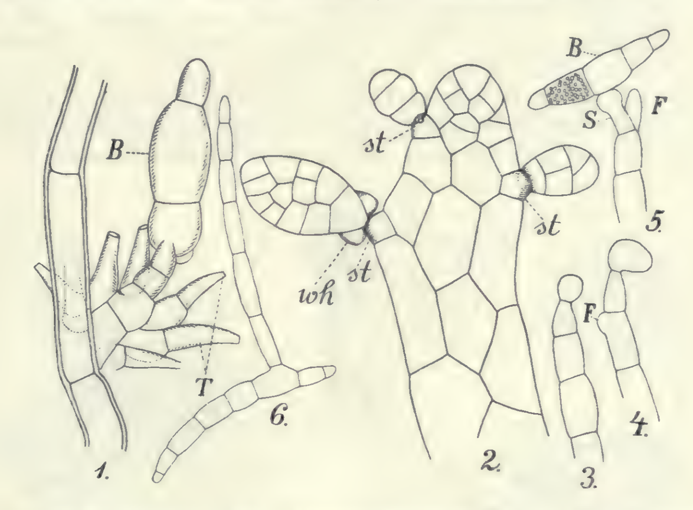


Fig. 286. Brutknospenbildung bei Hymenophyllumprothallien. *1* Trichomanes rigidum (*B* Brutknospe, *T* Trägerzelle, gesammelt in Venezuela). *2* Hymenophyllum sp. (gesammelt in Java). *st* Stielzelle, *wh* Anlage von Haarwurzeln. *3*, *4*, *5* Trichomanes venosum (gesammelt in den Blackspur mountains Australiens) Brutknospenentwicklung, *6* Keimung einer Brutknospe.

Prothalliumzellen, sondern besondere Auswüchse an den letzteren, die als Sterigmen bezeichnet wurden. Da an einer Prothalliumzelle mehrere Sterigmen, an jedem Sterigma mehrere Brutknospen gebildet werden können, so ist die Hervorbringung derselben eine sehr ausgiebige. Die Brutknospe entsteht am Sterigma als ein ursprünglich schmaler, später an seiner Basis eingeschnürter Auswuchs, der durch eine Wand vom Sterigma abgetrennt wird und die Mutterzelle der Brutknospe darstellt. Diese teilt sich dann noch durch Querwände; die Brutknospe löst sich ab und bringt dann eine (bei größeren Brutknospen auch zwei) neue Prothalliumfläche hervor. Es ist mir wahrscheinlich, daß Brutknospenbildung namentlich bei solchen Prothallien der Pteridophyten eingetreten ist, die an der Hervorbringung von Embryonen durch die Lebensbedingungen oft längere Zeit verhindert werden. Jedenfalls ist in der Brutknospenbildung ein Mittel für eine unbegrenzte, von der Sporenkeimung unabhängige Vermehrung der Prothallien gegeben.

---

[1]) GOEBEL a. a. O. (Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. VII; Flora, 1896, 82. Bd., p. 67 [Hecistopteris]).

Anpassungserscheinungen bei den Prothallien.

Die Gründe, aus denen schon von vornherein bei den Prothallien weniger auffallende und zahlreiche Anpassungserscheinungen zu erwarten sind als bei den Lebermoosen (vergl. für diese p. 218—304), sind oben (p. 402) dargelegt. Es sind keine besonderen Einrichtungen zum Festhalten von Wasser bekannt (wenn wir von der Lappenbildung der Prothallien von L. inundatum und cernuum sowie der weiblichen Equisetumprothallien absehen, wie von dem, was p. 417 über die Lappenbildung angeführt wurde) und bis jetzt nur bei zwei Arten der Gattung Anogramme[1]) Einrichtungen zum Überstehen von Trockenperioden, und zwar in Gestalt von Knöllchen, welche, wie wir gesehen haben, auch bei mehreren Lebermoosgattungen auftreten.

Für Anogramme wurde oben angeführt, daß sie zu den Farnen gehöre, bei denen die Herzform der Prothallien nicht auftrete, und zwar können wir bei A. chaerophylla[2]) das Prothallium in dem Fig. 287 abgebildeten Zustand betrachten als gleichwertig einem Prothallium von Gymnogramme oder Pteris longifolia, an welchem der zweite Flügel noch nicht zur

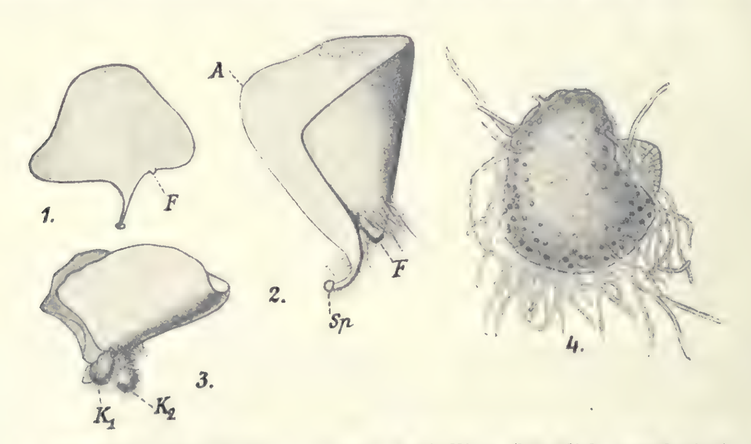


Fig. 287. Anogramme chaerophylla. *1* Junges Prothallium (künstlich ausgebreitet), welches eben ein Archegoniophor *F* anlegt. *2* ein etwas älteres Prothallium in der Seitenansicht (etwas stärker vergr.). *Sp* das der Basis des Prothalliums anhängende Exospor. *3* Prothallium aus einem Knöllchen K_1 entstanden, K_2 ein neues Knöllchen. *4* (stärker vergr. als die übrigen Figuren) Knöllchen, aus dem eine neue Prothalliumfläche entspringt.

Ausbildung gelangt ist und das Meristem seitlich liegt, ältere Prothallien sind nicht, wie dies sonst der Fall ist, flach ausgebreitet, sondern trichterförmig gestaltet. Hinter dem Meristem entsteht nun nicht wie sonst ein archegonientragendes, flaches Zellpolster, sondern ein als Knöllchen ausgebildetes Archegoniophor[3]). Es dringt in den Boden ein, sein hinterer Teil verlängert sich meist zu einem Stiele, der vorne ein rundliches

---

[1]) Es ist mir aber wahrscheinlich, daß Analoges auch bei anderen Farnen vorkommt, wie ja auch bei den Lebermoosen die Bildung von Sklerotien in verschiedenen Verwandtschaftskreisen wiederkehrt.

[2]) Vergl. Goebel, Flora, 72. Bd. (1889), p. 21 ff.

[3]) Diese durch Bower eingeführte Bezeichnung dürfte der früher von mir angewandten „Fruchtsproß" vorzuziehen sein.

Knöllchen trägt, welches reichlich Stärke und andere Reservestoffe einschließt. Dadurch sind die Knöllchen ganz ähnlich, wie dies für manche Lebermoose gezeigt wurde, imstande, Trockenperioden zu überdauern, und wenn sie einen Embryo bergen, diesem bei Eintritt günstiger Vegetationsbedingungen eine rasche Entwicklung zu ermöglichen. Unterbleibt die Embryobildung, so entwickelt sich aus dem Knöllchen ein neuer Prothalliumlappen, der seinerseits dann später ein knöllchenförmiges Archegoniophor hervorbringt (Fig. 287 *3*, *4*). Ähnliche, aber lediglich als vegetative Sklerotien dienende Dauerzustände von Adventivsprossen darstellenden Knöllchen können sich auch an anderen Stellen des Prothalliums bilden, und bei schlecht ernährten Prothallien entstehen nur solche; wahrscheinlich hängt es von äußeren Bedingungen ab, ob ein gewöhnlicher „Adventivsproß" oder der Dauerzustand eines solchen, ein Knöllchen entsteht, ähnlich, wie eine solche Beeinflussung wohl auch bei den oben erwähnten „Dauerbrutknospen" von Lycopod. Phlegmaria stattfindet.

Etwas verwickelter sind die Verhältnisse bei Anogr. leptophylla [1]), einem weit verbreiteten Farn, dessen ungeschlechtliche Generation wie die von A. chaerophylla einjährig ist. Es entsteht wie bei G. chaerophylla zunächst eine spatelförmige Zellfläche, die sich, einigermaßen dem von Vittaria Geschilderten ähnlich, auch lappig verzweigen kann. Das knöllchenförmige Archegoniophor entsteht aber nicht (oder doch nur in seltenen Ausnahmefällen) an ihr, vielmehr wird die Basis der

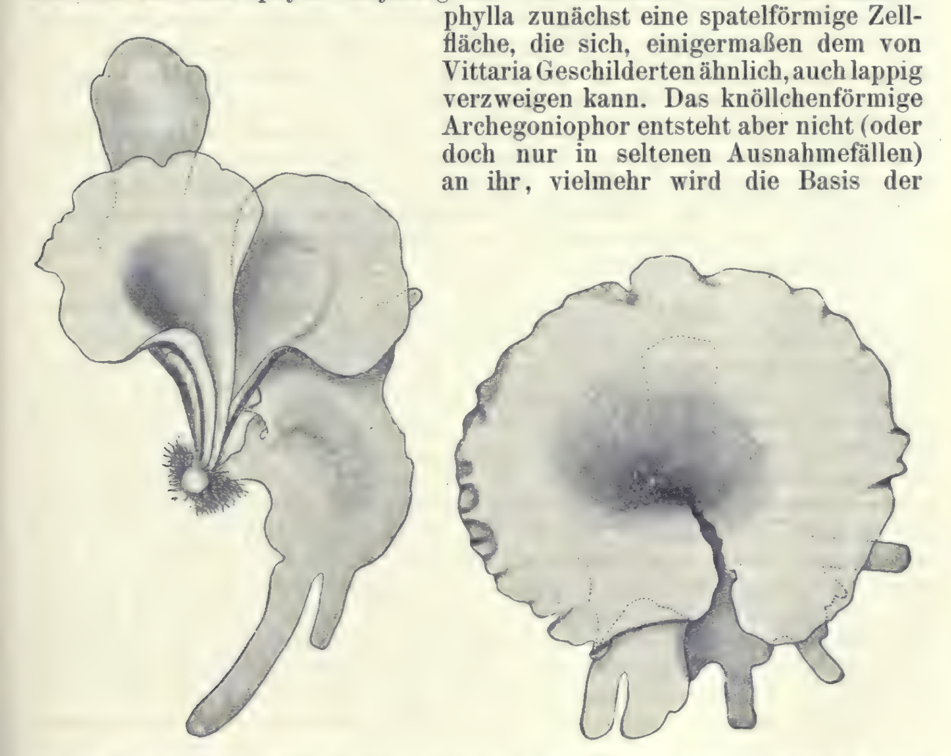


Fig. 288. Anogramme (Gymnogramme) leptophylla. Habitusbilder zweier Prothallien. Links ein freipräpariertes Prothallium mit Knöllchen in Seitenansicht, rechts ein anderes von oben, beide etwa 4 mal vergr.

[1]) Vergl. GOEBEL, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla. Bot. Zeit. 1877 und Flora 1887, p. 25 ff.

Zellfläche mehrschichtig und erzeugt eine neue Zellfläche begrenzten Wachstums[1]), die auf ihrer Unterseite ein Knöllchen-Archegoniophor erzeugt, oder an ihrer Basis eine neue Zellfläche hervorbringt u. s. w. Es gehen so aus einer Spore eine größere Anzahl an ihrer Basis zusammenhängender Prothalliumflächen hervor, deren jüngste das Archegoniophor erzeugt, auch hier sind, wie Fig. 288 zeigt, die Prothallien nicht flach ausgebreitet. Durch ihre große assimilierende Oberfläche sind sie imstande, größere Knöllchen als die der A. chaerophylla hervorzubringen, diese bilden dann, wenn kein Embryo entsteht, zwei (unter Umständen auch drei) Prothalliumflächen aus. Diese Prothallien sind also vorzüglich zur Überstehung von Trockenperioden ausgerüstet.

Bei den dem Wasserleben angepaßten Prothallien finden sich, wie von vornherein zu erwarten ist, gleichfalls Einrichtungen, die mit der Lebensweise in Beziehung stehen, sie werden teilweise bei Besprechung der Sporangien zu erwähnen sein. Hier sei nur Folgendes angeführt:

Die Mikrosporen der Salviniaceen werden nicht einzeln ausgestreut — sie würden sehr leicht weggeschwemmt werden, wenn dies der Fall wäre (ähnlich bleibt der schwimmende Pollen von Zostera in Bündel vereinigt). Sie bleiben einer schaumigen Masse innerhalb der Mikrosporangien eingebettet und durchbrechen bei Salvinia die Mikrosporangienwand bei der Keimung. Bei Azolla sind die Verhältnisse noch merkwürdiger, es bildet sich innerhalb der Mikrosporangien nicht eine die Mikrosporen einschließende Masse, sondern mehrere, die sog. „Massulae", diese gelangen durch Verwitterung der Sporangienwand ins Wasser. Sie sind mit zahlreichen gestielten Haken versehen, mittels deren sie sich an der mit Hervorragungen versehenen Umhüllung der Makrospore festhaken können — eine der merkwürdigsten Einrichtungen zur Sicherung der Befruchtung.

Symbiose mit Pilzen. Bei einigen Lebermoosen wurde oben (p. 303) auf die merkwürdige Symbiose mit Cyanophyceen hingewiesen, über deren etwaige biologische Bedeutung wir aber nur auf Vermutungen angewiesen sind. Bei der Geschlechtsgeneration der Pteridophyten ist eine solche Symbiose, welche, wie a. a. O. ausgeführt ist, das Vorhandensein schleimführender Hohlräume voraussetzt, ausgeschlossen, sie kehrt aber in sehr merkwürdiger Weise wieder bei der ungeschlechtlichen Generation von Azolla. Dagegen beherbergt die Geschlechtsgeneration mancher Pteridophyten Pilze, von denen in einer Anzahl von Fällen wenigstens, kaum zweifelhaft sein kann, daß sie nicht einfach als Parasiten im Prothallium leben, sondern sich an dessen Ernährung beteiligen — wahrscheinlich dadurch, daß sie die Zersetzung organischer Reste im Substrate vermitteln und so bei der saprophytischen Ernährung der Prothallien sich beteiligen. So finden sie sich vor allem bei allen chlorophylllosen Prothallien, also denen der Ophioglosseen[2]) und mancher Lycopodiumarten, bei denen eine merkwürdige Gewebeausbildung schon auf die Rolle der Pilze schließen läßt. Es ist wahr-

---

[1]) Es erinnert dies Verhalten — mutatis mutandis — an das von Lycopodium salakense, wo aus dem „tubercule primaire" auch mehrere Prothallien hervorsprossen, in beiden Fällen dürfte es sich um eine abgeleitete Erscheinung handeln. — Ähnliche Erscheinungen fand ich neuerdings bei Mohria caffrorum.

[2]) Bei Ophioglossum pedunculosum ist, wie oben erwähnt, das Vorhandensein von Pilzen zwar von METTENIUS nicht angegeben, aber es ist kaum zu bezweifeln, daß sie vorhanden sind.

scheinlich, daß Abstufungen sich finden zwischen solchen Fällen, in denen die Pilze in den Prothallien auftreten als harmlose Schmarotzer bis zu denen, bei welchen sie dem Prothallium von Nutzen sind. Auch hier kann natürlich nur die experimentelle Untersuchung wirkliche Aufklärung schaffen. Es seien im Folgenden kurz die wichtigsten morphologischen Thatsachen angeführt und dabei mit den einfachsten Fällen begonnen.

1) Leptosporangiate Farne. Bei Polypodium obliquatum[1]) (und unbestimmten, damit offenbar verwandten) Prothallien sind die Rhizoïden fast stets mit Pilzen inficiert, und auch in der Zelle, aus der das Rhizoïd entspringt, findet sich ein feiner Hyphenknäuel, der Pilz macht den Eindruck eines harmlosen Parasiten. Auch bei Trichomanesprothallien findet nicht selten Pilzinfektion durch die Rhizoïden statt, bei Tr. rigidum[2]) war an allen untersuchten Prothalliumrasen Pilzinfektion eingetreten, aber stets auf eine verhältnismäßig kleine Zahl von dem Boden benachbarten Zellen beschränkt, die vielfach kugelig angeschwollen waren und inhaltsarm erschienen.

Bei Botrychium[3]) ist ein beträchtlicher Teil der Prothalliumzellen durch ein ungegliedertes Pilzmycel bewohnt, welches durch die Rhizoïden eingedrungen ist, die Hyphen schwellen innerhalb der Zellen vielfach blasenförmig an. In älteren Prothallien, welche Embryonen hervorgebracht hatten, fand JEFFREY den Pilz tot und verschrumpft — was aber noch nicht beweist, daß er von den Prothalliumzellen verdaut worden ist.

Bei den Lycopodiumprothallien sind die Verhältnisse nicht überall gleich, bei allen sind endophytische Pilze gefunden, mit Ausnahme derjenigen von L. nummularifolium Bl.[4]), indes möchte ich hier nur einen der interessantesten Fälle durch ein Beispiel erläutern. Es ist dies der von L. complanatum, dessen Kenntnis wir BRUCHMANN verdanken. Das Vorhandensein der Endophyten steht hier offenbar mit dem anatomischen Bau (vgl. Fig. 272) in engem Zusammenhange. Man unterscheidet unterhalb des Meristems in dem rübenförmigen Teile des Prothalliums folgende Gewebe: das centrale Gewebe, die dasselbe umgebenden palissadenförmig gestreckten Zellen und das Rindengewebe, dessen vom Pilze bewohnten Zellen dunkler gehalten sind. Die Zellen sind mit feinen Hyphenknäueln erfüllt, welche durch einzelne der Rhizoïden, die der Pilz in einzelnen Fällen der ganzen Länge nach durchzieht, mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Rhizoïden sind übrigens hier wie bei den anderen bekannten Lycopodienprothallien in verhältnismäßig sehr geringer Anzahl vorhanden. In die Palissadenzellen vermag der Pilz nicht einzudringen, hier wächst er nur zwischen den Zellen, hier sind Baustoffe gespeichert, an deren Gewinnung der Pilz höchstwahrscheinlich beteiligt ist. Das centrale Gewebe dürfte der Stoffleitung, vielleicht auch der Wasserspeicherung dienen. Diese hohe anatomische Differenzierung kann uns aber nicht veranlassen, den Prothallien den Wert eines, wenn auch durch „saprophytische Lebensweise" zurückgebildeten Stammes zuzusprechen. Wir haben bei den Lebermoosen

---

[1]) Vergl. GOEBEL, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. VII, p. 77.

[2]) Flora, 76 Bd., p. 106 ff.

[3]) Vergl. für Botrychium virginianum JEFFREY a. a. O. Daselbst auch Angaben über die — einigermaßen dubiösen — Conidien des Pilzes.

[4]) TREUB, Annales VII, p. 147. Bei L. salakense erwähnt TREUB nichts von einem Endophyten, aber da er die Übereinstimmung der Prothallien mit denen von L. cernuum und inundatum hervorhebt, glaube ich annehmen zu können, daß diese auch für den Endophyten gilt.

gesehen, daß der Thallus mancher Formen (Marchantieen) einen viel höheren Bau besitzt, als der Sproß der beblätterten.

Verteilung der Geschlechtsorgane. Dieser Punkt ist oben schon mehrfach besprochen worden, es sei hier aber noch einmal das biologisch Interessante kurz angeführt. Die meisten Pteridophytenprothallien sind proterandrisch, d. h. bringen zunächst Antheridien, darauf Archegonien und weitere Antheridien hervor. Rein männliche Prothallien entstehen sehr leicht durch ungünstige Lebensbedingungen. Derartige Prothallien sind dann vielfach „ameristisch". Es giebt indes schon unter den Farnen Beispiele, in denen auf günstig ernährten Prothallien nur Archegonien auftreten, so bei Lygodium und Mohria caffrorum (nach BAUKE), bei Onoclea Struthiopthoris nach D. CAMPBELL, bei Gleicheniaceen nach RAUWENHOFF, der solche Prothallien apandrisch nennt. Indes scheint es fraglich, inwieweit es sich hier um konstante Verhältnisse handelt; wahrscheinlicher ist in den meisten Fällen, daß bestimmte äußere, noch unbekannte Bedingungen das Überspringen der Antheridienbildung bewirken; bei Mohria fand ich stets Antheridien und Archegonien auf einem Prothallium. Für Lygodium ergeben HEIM's Untersuchungen abweichend von BAUKE's Angaben, daß zwar hier zuerst Archegonien, dann aber auch Antheridien auftraten; auch bei Equisetum sind die Prothallien, wie oben erwähnt, diöcisch, aber die Diöcie wird durch äußere Faktoren „ausgelöst".

Auf die Stellung der Sexualorgane und die seltenen Fälle, in denen „Paraphsyen" (denen wir dieselbe Funktion zuschreiben dürfen, wie denen der Bryophyten) auftreten, braucht hier nicht nochmals eingegangen zu werden.

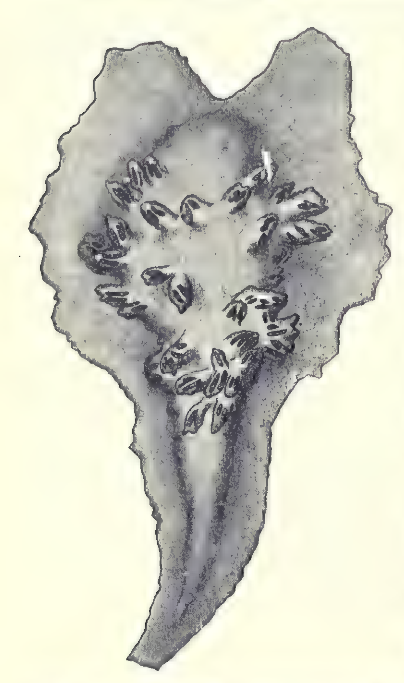


Fig. 289. Apogames Prothallium von Doodya caudata (nach HEIM) mit Tracheфaden führenden Höckern.

Apogamie. Es wurde zuerst von FARLOW nachgewiesen, daß bei Pteris cretica an dem Prothallium die Keimpflanze nicht aus der befruchteten Eizelle, sondern durch vegetative Sprossung entsteht, durch DE BARY, LEITGEB, HEIM, W. H. LANG u. a. wurde dieser merkwürdige Vorgang genauer untersucht und sein Vorkommen bei einer ganzen Anzahl von Farnen festgestellt. Es ist nicht meine Absicht, hier auf denselben näher einzugehen [1]), dagegen möchte ich einige, prinzipiell wichtige Punkte hervorheben.

Zunächst ist zu beachten, daß die Eizellen sich zwar sicher von den übrigen Prothalliumzellen unterscheiden, aber doch nur eine besondere Ausbildungsform derselben darstellen.

Es wurde ferner oben (p. 401) darauf hingewiesen, daß bei manchen apogamen Prothallien zunächst normale, dann abnorme Geschlechtsorgane auftreten, und daß eine Veränderung in der Konstitution

[1]) Man vgl. z. B. die von SADEBECK gegebene Zusammenstellun (ENGLER-PRANTL. Nat. Pflanzenfamilien, 173. Lieferung [I, 4, p. 34]).

der Sexualorgane auch sonst wahrscheinlich als Veranlassung des Auftretens apogamer Sprossungen zu betrachten sei. Bei Doodya caudata Fig. 289 [1]) z. B. bilden sich auf der Unterseite der Prothallien vielfach, von verbildeten Sexualorganen ausgehend, Höcker, an denen dann junge Pflanzen entstehen. Für deren Bildung ist bemerkenswert, daß die einzelnen Organe: erstes Blatt, Sproßvegetationspunkt und Wurzel unabhängig von einander, wie am Embryo angelegt werden, überhaupt treten die einzelnen Teile der ungeschlechtlichen Generationen merkwürdig unabhängig von einander auf. Hat doch W. H. Lang neuerdings sogar Sporangien auf apogamen Prothallien beobachtet, und wenn man auch annehmen möchte, daß dieselben einem äußerst rudimentären Sporophyten aufsitzen, so liegt doch eine sehr merkwürdige „Abkürzung" der Entwicklung vor, welche für die Theorie der Vererbung und Entwicklung von bedeutendem Interesse ist. Man könnte in diesen Thatsachen eine Stütze für die Annahme finden, daß für die einzelnen Organe resp. Organkomplexe bestimmte materielle Träger der Vererbung vorhanden sind, die für gewöhnlich erst spät, unter abnormen Verhältnissen aber auch früher in die Erscheinung treten können. Dasselbe gilt in gewissem Sinne auch für anatomische Verhältnisse. Tracheïden z. B., welche „normal" nur der ungeschlechtlichen Generation angehören, können an apogamen Farnprothallien auch auftreten, ohne daß es zur Bildung der Organe der ungeschlechtlichen Generation kommt. Es tritt eben auch bei der Apogamie ein Durcheinanderrütteln der verschiedenen Organe auf, wie es früher (p. 169) für andere Mißbildungen erwähnt wurde.

2. Ungeschlechtliche Generation der Pteridophyten und Samenpflanzen.

Die ungeschlechtliche Generation der Pteridophyten und der Spermaphyten zeigt so viel Übereinstimmung in ihrer Organbildung, daß eine gemeinsame Behandlung gerechtfertigt erscheint. Wir sehen als Vegetationsorgane in den „typischen" Fällen Wurzeln und beblätterte Sprosse auftreten, als Fortpflanzungsorgane Sporangien [2]), beide Organgruppen zeigen, sowohl was ihre äußere Gestaltung als was ihren inneren Bau anbelangt, bei beiden Gruppen (resp. Gruppenkomplexen) neben manchen Verschiedenheiten, im einzelnen doch im wesentliche gleiche Züge.

I. Vegetationsorgane.

Einleitung. Eine allgemeine Charakteristik der Vegetationsorgane ist im § 2 des allgemeinen Teiles gegeben worden, es sei hier darauf verwiesen. Wenn wir als Grundorgane Wurzel und Sproß unterscheiden, so ist dies natürlich nur darin begründet, daß sie die wichtigsten und am allgemeinsten verbreiteten sind; es wurde aber schon p. 10 erwähnt, daß nicht alle Organe auf die Umbildung von Wurzel, Sproßachse und Laubblatt zurückzuführen sind. Ein Beispiel liefern uns die Haftorgane, welche bei manchen Podostemeen auftreten. Sie dienen dazu, diese in

---

[1]) Heim, a. a. O.

[2]) Die Thatsache, daß die Mikrosporangien der Angiospermen vielfach von dem sie tragenden Blatt (dem Mikrosporophyll) äußerlich nicht scharf geschieden sind, hat bis in die letzte Zeit vielfach zu Verwechslungen geführt.

strömenden Wasser wachsenden Pflanzen an die Unterlage zu befestigen. In Fig. 290 ist ein Wurzelstück von Weddelina squamulosa dargestellt, welches links einen beblätterten („Adventiv“-)Sproß erzeugt hat. Die Wurzel ist auf beiden Seiten besetzt mit Auswüchsen, die als Haftorgane dienen, sie können als „Hapteren“ (Warming) bezeichnet werden. Diese Haftorgane gleichen einigermaßen kurzen Wurzeln, unterscheiden sich aber von diesen durch Bau und Entstehung, sie stellen den Anforderungen des Standorts entsprechende Neubildungen dar. Ähnliche Organe ließen sich in größerer Menge aufzählen, die formale Morphologie hat sie als „Emergenzen“ zusammengefaßt; es ist nicht einzusehen, warum derartige Neubildungen nicht unter Umständen auch beträchtliche Größe erreichen sollten; wahrscheinlich sind z. B. die Ranken, die an den Blättern der Smilax-Arten auftreten (Fig. 291), in ganz ähnlicher Weise aufzufassen, wie die Hapteren der Podostemeen, wenigstens ist eine befriedigende Zurückführung derselben auf Teile der Blätter, aus denen sie durch Funktionsänderung entstanden wären, bisher nicht gelungen.



Fig. 290. Stück einer Wurzel von Weddelina squamulosa, schwach vergr. Rechts und links Hapteren, oben links ein Advendivsproß.

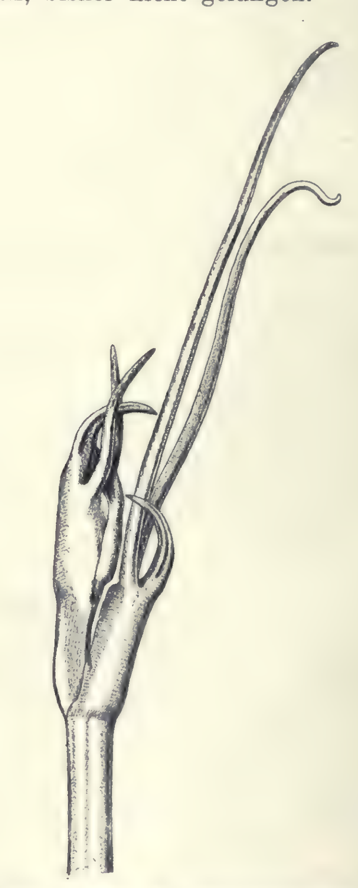


Fig. 291. Smilax-Ast („Sarsaparilla“). Sproßende, die Lamina der Blätter ist hier verkümmert (bei späteren Blättern ist sie entwickelt). Die Blattranken wohl entwickelt, nat. Gr.

Daß sie keine umgebildeten Nebenblätter sein können, wie man früher teilweise angenommen hat, läßt sich aus den verschiedensten Gründen leicht darlegen, namentlich dadurch, daß bei einigen Arten unterhalb der Ranken deutlich das obere Ende der Blattscheide zu erkennen ist, während die Ranken, wenn sie (wie die Nebenblätter) Auswüchse des Blattgrundes wären aus demselben entspringen müßten. Wenn CELAKOVSKY neuerdings (Bot. Zeitung, 1897, p. 171) meint, daß die Ranken metamorphosierte, abgetrennte Läppchen der Blattspreite sind, so ist dadurch, meiner Ansicht nach noch nichts gewonnen. Denn es ist keine Smilax-Art bekannt, welche diese „Läppchen" wirklich als solche zeigen würde. Wenn aber die Ranken von Anfang an als Ranken aus der Anlage der Spreite sich entwickelten, so sind sie keine Umbildungen, sondern Neubildungen. Für uns steht die Frage nach dem Funktionswechsel im Vordergrund, nicht die rein formale, ob die Ranken dem Blattgrund oder der Blattspreite entspringen[1]).

Als Organe „sui generis" dürfen wir auch betrachten die Haustorien der Parasiten[2]). Die Parasiten leiten sich selbstverständlich ab von nicht parasitisch lebenden Pflanzen. Es sind nun zwei Fälle denkbar: entweder es treten vorher schon vorhandene Organe in den Dienst der parasitischen Lebensweise, indem z. B. eine Wurzelanlage die Fähigkeit erhält, in eine Wirtspflanze einzudringen oder die Pflanze greift, um sich mit ihrem Wirte in Verbindung zu setzen, zu Neubildungen. Der letztere Fall ist, wie mir scheint, derjenige, der wirklich eingetreten ist. Man hat zwar die Haustorien von Cuscuta z. B. teilweise als umgebildete Wurzeln bezeichnet (hauptsächlich wohl, weil sie endogen entstehen), aber es läßt sich dafür kein irgend zwingender Beweis beibringen, und sicher könnte diese Annahme keine Anwendung finden auf die Haustorien der Rhinanthaceen, Orobancheen, Balanophoreen u. a. und ihre Ansatzstellen. Die Haustorien (welche meist infolge eines chemischen oder mechanischen Reizes entstehen) sind offenbar prinzipiell von denen nicht verschieden, die wir am Embryosack mancher Angiospermen zu erwähnen haben werden. Bei Orobanche[3]) z. B. kommt es für die Ausbildungsform des Haustoriums (das sich an einer Orobanchewurzel bildet) darauf an, ob sie nur an einer kleinen Stelle oder in ausgedehnterem Maße mit der Wurzel einer Nährpflanze in Berührung kommt. Im ersteren Falle kann eine einzige Oberhautzelle auswachsen und als fadenförmiges Haustorium in die Nährwurzel eindringen, ähnlich wie ein Pilzmycel; im zweiten Falle ist der Saugfortsatz ein Zellkörper, der eine höhere anatomische Ausbildung erfährt, namentlich Gefäße und Siebröhren erhält, die mit den gleichnamigen Gewebebestandteilen der Nährpflanze in Verbindung treten. Ähnlich ist es in anderen Fällen, es handelt sich bei derartigen Haustorien offenbar ebenso um infolge eines Reizes entstandene Neubildungen, wie etwa bei der Haftscheibe einer Ampelopsis-Ranke (vergl. p. 230).

Merkwürdig ist es, daß die Haustorien mancher Parasiten innerhalb der Nährpflanze unbegrenzt weiter wachsen können, während die außerhalb der Nährpflanze befindlichen Teile eine so starke Rückbildung er-

[1]) Vergl. betreffs der verschiedenen Ansichten: Delpino, Contribuzioni alla storia dello sviluppo nel regno vegetale, I Smilacee.

[2]) Die ältere Litteratur über Parasiten ist zusammengefaßt in meiner „Vergl. Entwicklungsgeschichte" (1883) p. 361—382. Der engbegrenzte Rahmen des vorliegenden Buches gestattet nur ein Hervorheben einiger allgemein wichtiger Verhältnisse, aber keinerlei Eingehen auf Einzelheiten.

[3]) Vergl. HOVELACQUE, Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculaticées. Paris 1888, p. 598 ff. und die dort citierte Litteratur.

fahren, daß nur noch die Blütensprosse übrig bleiben, die Haustorien aber den Vegetationskörper allein darstellen. Einen solchen Fall stellt z. B. die in Fig. 292 abgebildete (mir von Herrn Dr. ULE freundlichst übersandte, von Herrn Graf SOLMS-LAUBACH als neu bezeichnete) Pilostyles-Art dar. Auf der Oberfläche des Sprosses der Nährpflanze erscheinen nur die kleinen Blüten des Schmarotzers.



Fig. 292. Pilostyles Ulei SOLMS. Es sind nur die kleinen Blüten des Schmarotzers auf Sproßachse und Blattspindeln der Leguminose, auf der er schmarotzt, sichtbar.

Der Vegetationskörper dieser Rafflesiacee scheint ähnlich beschaffen zu sein, wie der von SOLMS beschriebene von Pilostyles aethiopica, welcher in den Zweigen einer Caesalpinee, der Berlinia paniculata schmarotzt. In der sekundären Rinde des Wirtes verlaufen Stränge, die ohne bestimmte Gestalt sind, und von denen schmale, plattenförmige Äste abgehen, die, radial gegen den Holzkörper wachsend, von diesem allmählich als „Senker“ umschlossen werden. Laubsprosse finden sich hier wir bei allen Rafflesien nicht, die einzigen Sprosse, welche als „Adventivknospen“ im Inneren des „thallodischen Vegetationskörpers“ entstehen und durch die Rinde des Nährzweiges hervorbrechen, sind die Blütenknospen, ähnlich wie am Mycel eines endophytischen Pilzes z. B. einer Peronospora die Fruchtträger (hier die Conidienträger) entspringen und über die Oberfläche der Nährpflanze hervortreten.

Bei einer anderen Pilostyles-Art, dem Pilostyles Hausknechtii[1]), geht die Reduktion des intramatrikalen Vegetationskörpers noch viel weiter. Es schmarotzt diese Rafflesiacee auf Astragalus-Arten, die Blütensprosse derselben treten auf den Basalstücken der Blätter zu Tage. Auf jungen Entwicklungsstadien zeigt sich, daß die Blütenknospen einer polsterförmigen, unregelmäßig begrenzten, in fester und enger Verbindung mit dem Gewebe des Astragalus-Blattes stehenden Gewebemasse des Parasiten aufsitzen, dem Floralpolster. Derartige Floralpolster finden sich regelmäßig zwei in dem

---

[1]) SOLMS-LAUBACH, Über den Thallus von Pilostyles Hausknechtii. Bot. Zeit. 1874, Nr. 4 und 5.

Blatte, wo sie zur Entwicklung gelangen, nach der Blütezeit gehen dieselben zu Grunde. Der intramatrikale Vegetationskörper des Parasiten, der diese „Floralpolster“ erzeugt, besteht aus einfachen Zellsträngen, die SOLMS ihrer Ähnlichkeit mit einem Pilzmycelium halber auch direkt als Mycelium bezeichnet. Dasselbe ist hauptsächlich im Marke des Astragalussprosses verbreitet, seine Äste dringen aber auch in die Gefäßbündel, durchsetzen die Markstrahlen, verbreiten sich in Form unregelmäßig geschlängelter Fäden in der Rinde und schließen sich endlich irgendwie an die jungen Floralpolster an. Es gelingt mit Leichtigkeit, dies Mycelium bis in den Vegetationspunkt zu verfolgen; in einer Region, in welcher noch kaum die Scheidung von Rinde und Mark erfolgt ist, ist es reichlich vorhanden. — Es konnte sogar mit Bestimmtheit bis unter die äußersten Zelllagen des Scheitels verfolgt werden (SOLMS a. a. O., p. 68). Die Floralpolster entstehen aus diesem Mycelium, indem in ein Blatt bald nach dessen Entstehung Mycelfäden eintreten, in seiner Basis anschwellen, und durch Teilung ihr Ende in ein Netz unregelmäßig polyedrischer Zellen umwandeln, das später zum Floralpolster anschwillt. Endogen, wie es scheint, entsteht auf demselben die Blütenknospe.

Diese Beispiele werden genügen, um zu zeigen, daß es außer „Wurzel und Sproß“ (in dem früher definierten Sinne) noch andere Organe, die — teleologisch ausgedrückt — zu besonderen Zwecken gebildet sind, giebt, die sich aber nicht auf Umbildung aus anderen, früher existierenden Organen zurückführen lassen.

Fassen wir die Gestaltungsverhältnisse von Wurzel und Sproß näher in das Auge, so ist zunächst daran zu erinnern, daß die Plasticität der Vegetationsorgane eine besonders große ist und darin ist es auch begründet, daß sich allgemein durchgreifende Unterschiede zwischen den einzelnen Kategorieen derselben nicht aufstellen lassen. Die Fälle, wo zwischen den letzteren Übergänge vorkommen, sind von besonderem Interesse und sie verdienen hier noch eine eingehendere Besprechung, als die, welche ihnen im allgemeinen Teile gewidmet werden konnte.

§ 1. Wurzel und Spross.

Eine allgemeine Charakteristik soll hier nicht gegeben werden, da dies besser bei der Einzeldarstellung geschehen wird; hier ist nur die Frage zu erörtern, können Wurzeln in Sprosse übergehen und Sproßachsen in Wurzeln?

a) Umbildungen unzweifelhafter Wurzeln in Sprosse.

Sowohl bei Pteridophyten als bei Samenpflanzen kennen wir eine Anzahl von Fällen, in denen teils regelmäßig, teils mehr gelegentlich Wurzeln an ihrer Spitze zu Sprossen werden, indem sie die Wurzelhaube verlieren und zur Blattbildung schreiten. So unter den Farnen. Hier ist eine solche Umbildung mit Sicherheit nachzuweisen bei Diplazium (Asplenium) esculentum [1]) und mehreren Platycerium-Arten (Pl. alcicorne, Willinkii, Stemmaria, Hilli). Es sind dies Farne, die sich sowohl ihrer Lebensweise als ihrem sonstigen Verhalten nach sehr verschieden ver-

[1]) Vergl. LACHMANN, Contributions à l'histoire naturelle de la racine des Fougères. Ann. soc. bot. Lyon, 1888, genauer untersucht wurde diese mir schon früher bekannte Erscheinung von S. ROSTOWZEW, Beitr. zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen, Flora, 1890, p. 155 ff.

halten. Die Platycerien sind Epiphyten, die reichlich keimfähige Sporen hervorbringen, bei denen aber die ungeschlechtliche Vermehrung durch Wurzelsprosse trotzdem in ausgedehntem Maße eintritt. Dipl. esculentum dagegen ist ein baumartiger Erdfarn, der zwar in der Kultur, wie es scheint, nur wenig, in seiner Heimat aber häufig Sporangien bildet, so daß man die Bildung von Wurzelsprossen nicht wohl als einen Ersatz der gewöhnlichen Fortpflanzung durch Sporen betrachten kann. Es kann die Umbildung der Wurzelspitze bei kürzeren oder längeren Wurzeln eintreten, und offenbar ist jede Wurzel dazu imstande, da man an gesunden, abgetrennten Wurzelspitzen die Umbildung fast immer beobachten kann, an der Pflanze wird sie offenbar durch die Lage der Wurzel nahe der Bodenoberfläche begünstigt. Man kann deutlich verfolgen, wie die Scheitelzelle der Wurzel zur Sproßscheitelzelle wird.

Bei Samenpflanzen ist derselbe Vorgang bis jetzt nur bei Monokotylen, Listera cordata[1]), Neottia nidus avis[2]) und Anthurium longifolium[3]) nachgewiesen, die für Dikotylen gemachten Angaben (betreffs deren man die von ROSTOWZEW angeführte Litteratur vergleichen wolle) sind mangels genauerer Untersuchungen ganz unzuverlässig.



Fig. 293. Wurzel von Marathrum utile mit 2 Reihen von „Adventivprossen". Oben rechts ein junger Adventivproß. 10 mal vergrößert, die Wurzel bildet an seiner Basis eine gelappte Haftscheibe.

Die Umbildung von Wurzeln in Sprosse ist meiner Ansicht nach nur ein besonders eigentümlicher Einzelfall der häufigen Erscheinung, daß Sprosse an Wurzeln auftreten. Dies erfolgt bei manchen Pflanzen ganz regelmäßig, die Sprosse werden, in gegen den Wurzelvegetationspunkt hin fortschreitender Reihenfolge, endogen angelegt, durch diese endogene Anlegung gewinnen die Vegetationspunkte (ebenso wie die der Nebenwurzeln) den an der blattlosen Wurzel sonst nicht zu erreichenden Schutz. Besonders auffallend tritt dies hervor bei manchen Podostemeen[4]). In Fig. 293 ist eine Wurzel der Podostemee Marathrum utile abgebildet, die ich vor Jahren im Rio Boconó in Venezuela sammelte. Man sieht, daß 2 Reihen von Sproßanlagen sich bilden, die jüngsten sind öfters schon an dem noch von der Wurzelhaube bedeckten Teile der Wurzel wahrnehmbar. Denken wir uns nun die Bildung des Sprosses der Wurzelspitze immer mehr genähert. Einen derartigen Fall zeigt Ophioglossum vulgatum, dessen Vermehrung, soweit wir bis jetzt wissen, ausschließlich durch

---

1) BRUNDIN, Über Wurzelprosse bei Listera cordata L. Bihang till k. Svenska Vet. Akad. Handlingar, 21. Bd., Afd. III, RAUNKIAER, De danske blomster planters naturhistorie, Bd. 1, p. 313.

2) WARMING, Om rödderne hos Neottia nidus avis L. Medd. fra den naturhist. Forening i Kjobnhavn 1874 (daselbst weitere Litteratur).

3) GOEBEL, Über Wurzelprosse bei Anthurium longifolium. Bot. Zeit., 1878, p. 645.

4) Wo WARMING sie eingehend beschrieben hat.

Wurzelprosse erfolgt. Hier entsteht die Sproßanlage, ganz nahe der Scheitelzelle der Wurzel, aus einem ihrer jüngsten Segmente, die Wurzelspitze selbst wächst weiter [1]). Nur ein kleiner Schnitt ist es von hier aus bis zur Umbildung der Wurzelspitze selbst in eine Sproßspitze, die Sproßanlage ist hier zur terminalen geworden. Wir werden unten ein ganz ähnliches Heraufrücken der Sproßbildung auf den Scheitel auch bei Farnblättern nachweisen können.

b) Organe, die keine typischen Wurzeln sind (Wurzelträger und Protokerne).

Als Wurzeln haben manche Autoren auch betrachtet die „Wurzelträger", die sich bei einer Anzahl Selaginella-Arten finden, und zwar ausschließlich bei plagiotrop-dorsiventralen Formen, wie z. B. Sel. Martensii cuspidata u. a. Die oberen Teile der plagiotropen, (nicht kriechenden) Sprosse befinden sich in ziemlicher Entfernung von dem Boden, die „Wurzelträger" ermöglichen ihnen, mit diesem in Verbindung zu treten, gerade wie für das foliose Lebermoos Mastigobryum, p. 269, angeführt wurde, daß „Flagellenäste" (die hier mit reduzierten Blättern versehen sind und zahlreiche Rhizoïden entwickeln), die Verbindung mit dem Boden herstellen.

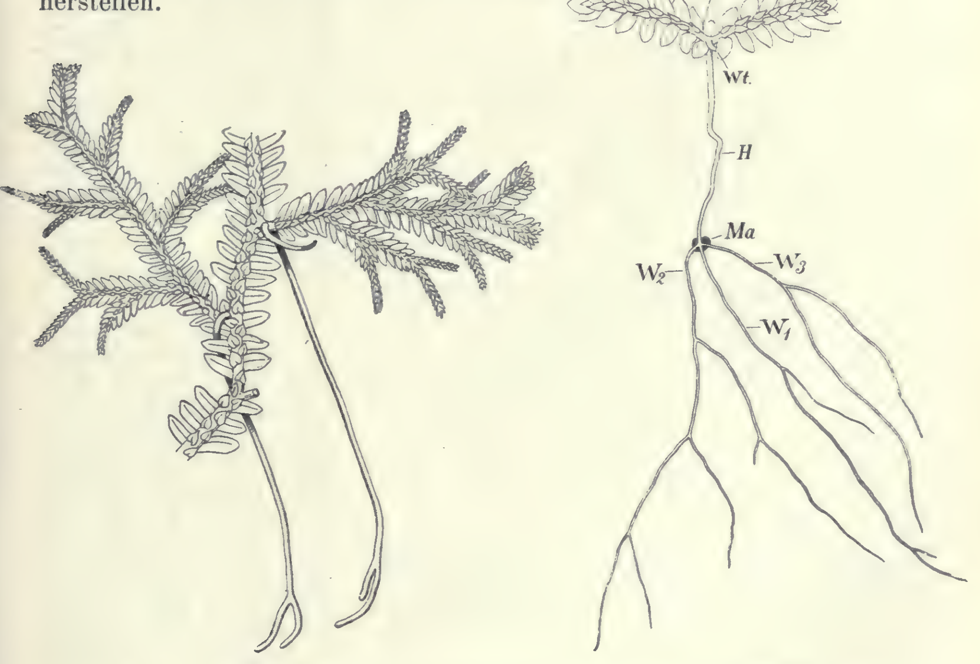


Fig. 294. Fig. 295.

Fig. 294. Sproßstück von Selaginella Martensii mit Wurzelträger.

Fig. 295. Keimpflanze von Selaginella („hortensis"), 2fach vergr. *cot* Cotyledonen, *Wt* junger Wurzelträger, *H* Hypokotyl, *Ma* Makrospore, W_1 Hauptwurzel, W_2, W_3 aus dem Hypokotyl entspringende Wurzeln.

[1]) Vergl. ROSTOWZEW a. a. O. Ich hatte schon früher (vergl. Entwgesch., p. 344) Zweifel an der Richtigkeit der Angabe VAN TIEGHEM's, wonach die Wurzelspitze sich zur Sproßspitze umwandeln sollte, geäußert.

Die Wurzelträger der Selaginellen (Fig. 294) sind ganz blattlos, sie entstehen meist paarweise, je einer oben und einer unten an der durch Verzweigung der Sproßachsen gebildeten Gabel. Nahe ihrer Spitze bilden sie endogen die Anlage einer oder mehrerer Wurzeln, sie selbst entstehen exogen[1]. Sie können sich gabelig verzweigen und erreichen bei manchen Formen bedeutende Länge, die sie keineswegs, wie irrig angegeben wird, hauptsächlich interkalarem Wachstum verdanken, vielmehr zeigen sie lange Zeit ein ausgeprägtes Spitzenwachstum. Die Ausbildung resp. das Hervortreten der Wurzeln wird durch Feuchtigkeit veranlaßt, gewöhnlich erfolgt sie im Boden, gelegentlich auch in feuchter Luft. Daß diese Wurzelträger sich zu beblätterten Sprossen umbilden können, wurde durch PFEFFER gezeigt[2], der angab, daß die Entfernung der beiden Gabeläste oberhalb des Ursprungs der Wurzelträger die Umbildung der letzteren zu Sprossen zu begünstigen scheine. Mit Sicherheit kann man diese bei noch jugendlichen Wurzelträgern erzielen, wenn man die Äste als Stecklinge behandelt, und ihnen die Vegetationspunkte nimmt[3]. Einen derartigen Fall zeigt Fig. 296. Es waren hier an der Gabelungsstelle zwei Wurzelträger, WT_1 (auf der Oberseite (entspringend) und WT_2 auf der Unterseite) vorhanden. Letzterer hat sich zu einem beblätterten Sprosse entwickelt, der nach einigen abweichend gestalteten Blättern zur gewöhnlichen Selaginella-Blattbildung übergeht, an ihm ist auch bereits eine Wurzel (oder ein Wurzelträger, es wurde das Verhalten nicht näher untersucht) entstanden. Dieser einfache Versuch ist einer der lehr-

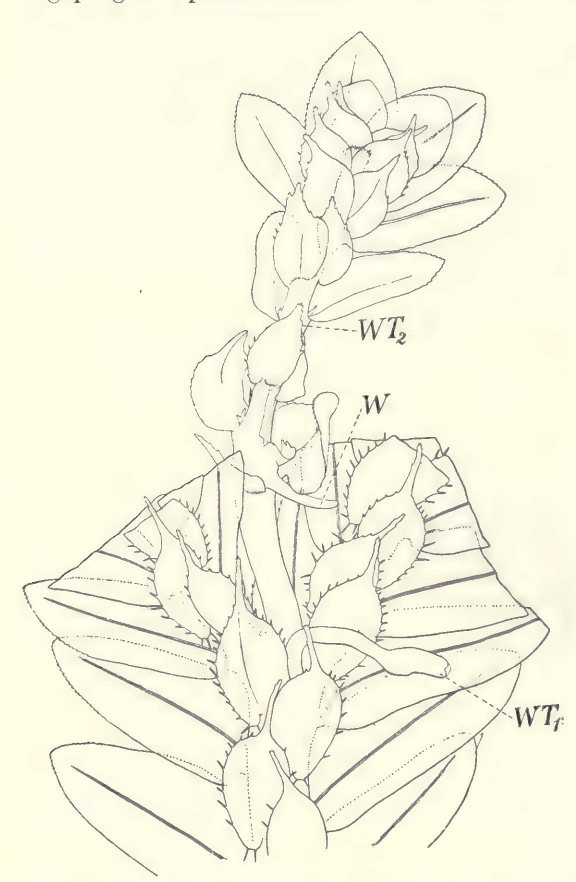


Fig. 296. Selaginella cuspidata, etwa 9mal vergrößert. Die Sproßspitzen zweier Gabelsprosse wurden abgeschnitten; von den 2 Wurzelträgern hat WT_2 sich in einen beblätterten Sproß umgebildet, WT_1 sich nicht weiter entwickelt. *W* Wurzel.

[1] Vgl. darüber TREUB, Recherches sur les organes de la végétation de Selaginella Martensii Lejde, 1877, p. 11 ff.

[2] Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella in HANSTEIN, Botan. Abhandl., 1. Bd.

[3] BEHRENS, Über die Regeneration der Selaginellen-Flora, 84. Bd., p. 159 ff., vgl. auch BEIJERINCK, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln, p. 16.

reichsten und leichtest auszuführenden, die wir betreffs der künstlich herbeigeführten Funktionsänderung kennen. Die Frage ist nur: was sind die Wurzelträger eigentlich? Es sind drei Möglichkeiten, man kann sie betrachten als blattlose Sprosse, als haubenlose Wurzeln und als keines von beiden, als Organe sui generis. Für die Sproßnatur kann man die leicht erfolgende Umbildung der Wurzelträger in beblätterte Sprosse geltend machen, sowie die Art der Entstehung. Freilich sind Übergänge von beblätterten Sprossen zu Wurzelträgern nicht vorhanden, schon bei der Keimpflanze treten die Wurzelträger in derselben Gestaltung auf, wie später, Fig. 295 zeigt eine Keimpflanze, welche oberhalb des einen der beiden Kotyledonen den ersten Wurzelträger entwickelt hat. Für die Wurzelnatur hat man vorzugsweise anatomische Gründe angeführt, die aber nicht ausschlaggebend sein können.

Neuerdings hat BRUCHMANN[1]) darauf aufmerksam gemacht, daß bei Sel. spinulosa, einer radiären, keine Wurzelträger besitzenden Form, die Wurzeln nicht unmittelbar aus dem Stamm entspringen, sondern in einem exogen entstandenen Zellkörper endogen angelegt werden. Dieser erscheint dann als ein hier ganz kurz bleibender „Stiel" der Wurzel, er fand sich in ganz übereinstimmender Weise auch bei anderen Arten. Der Wurzelträger dorsiventraler Selaginella-Arten würde dann nur eine, den Lebensverhältnissen entsprechende Weiterbildung dieses „Stieles" sein, den man vielleicht dem „Protokorm" anderer Lycopodinen (s. u.) vergleichen könnte. Es wären dann also die Wurzelträger der Selaginellen weder aus der Umbildung von Sprossen, noch der von Wurzeln hervorgegangen, sondern die Weiterbildung einer bei allen, auch den radiären Arten in rudimentärem Zustand vorhandenen Gewebewucherung. Es werden weitere Untersuchungen über die Wurzelbildung der Selaginellen erforderlich sein, um diese Auffassung noch eingehender zu begründen, sie hat den Vorteil, daß sie sich stützt auf vergleichende Betrachtung der Organbildung innerhalb der Gattung selbst, nicht auf ein in sie hineingetragenes allgemeines Schema.

Protokorm der Lycopodinen. Im Anschluß an die Wurzelträger der Selaginellen sei kurz dasjenige Organ besprochen, das TREUB[2]) als „Protokorm" bezeichnet hat. Wir finden es bei der Keimung einiger Lycopodium-Arten und bei Phylloglossum, dessen Keimung allerdings noch nicht bekannt ist. In Fig. 270, 4 ist eine Keimpflanze von L. inundatum abgebildet, welche mittels des Hausteriums (des „Fußes") im Prothallium noch festsitzt. Sie hat außer dem Kotyledon (*co*) noch ein zweites Blatt entwickelt, an ihrer Basis findet sich nicht wie sonst an Keimlingen, das hypokotyle Glied mit Wurzel, sondern eine knollenähnliche mit Rhizoïden versehene Bildung, welche morphologisch entspricht einem hypokotylen Stengelgliede, in welchem die Anlage einer Wurzel unterblieben ist[3]); die Pflanze wächst zunächst weiter (wobei sie dorsiventral wird), bildet noch einige Blätter und erst verhältnismäßig spät entsteht (exogen) die erste Wurzel, jetzt erst tritt auch eine höhere anatomische Ausbildung (Auftreten der Gefäßbündel etc.) ein. Wir können also an den Keimpflänzchen zwei Entwicklungsstadien unterscheiden, im

---

[1]) Untersuchungen über Selaginella spinulosa ABr. Gotha 1897.

[2]) Buitenzorger Annalen, VIII, p. 30. BRUCHMANN faßt in Übereinstimmung mit TREUB's früherer Ansicht den „Protokorm" als frei gewordenen Fuß auf, worin ich ihm nicht beistimmen kann. Die Funktion des „Fußes" (Haustoriums) wird in den betr. Fällen durch den stark entwickelten Embryoträger ausgeübt.

[3]) Diese Auffassung habe ich schon früher vertreten. Bot. Zeit. 1887, p. 157.

ersten stellt es ein parenchymatisches Knöllchen dar, das einige Blätter trägt, im zweiten tritt die innere und äußere Gliederung der Pflanze erst hervor. Ganz ähnliche Knöllchen, wie am Embryo können bei L. cernuum auch an den Wurzeln entstehen, sie können Blätter bilden und zu einer neuen Pflanze werden, vorausgesetzt, daß sie isoliert werden.

Treub betrachtet das Knöllchen der genannten Lycopodium-Keimpflanzen nicht als ein reduziertes, sondern als ein rudimentäres Organ, als Vorläufer des beblätterten Sprosses der heutigen Pteridophyten und nennt es deshalb „Protokorm". Ich muß gestehen, daß diese phylogenetische Deutung mir nicht überzeugend erscheint.

Wir finden nämlich ganz ähnliche Bildungen auch bei Samenpflanzen, sowohl bei Monokotylen als Dikotylen, wenn am Keimling die Ausbildung einer Wurzel zunächst (oder ganz) unterbleibt. So bei den Orchideen. Ich habe für eine epiphytische Form, Taeniophyllum Zollingeri die Keimung geschildert (S. I, p. 195) und Raciborski [1]) fand bei einer Anzahl anderer epiphytischer Orchideen im wesentlichen dieselben Verhältnisse. Die Keimpflanze stellt einen langgestreckten, grünen Körper dar, der vorne einen rudimentären Kotyledon hat, unterhalb desselben den Stammvegetationspunkt; die Hauptmasse des Keimlings wird gebildet von dem „Protokorm", d. h. einem rudimentären hypokotylen Gliede, welches sich nicht in eine Wurzelanlage fortsetzt, und mittels zahlreicher Hafthaare den Keimling an der Baumoberfläche befestigt. Bei Aerides pusillum fand Raciborski (a. a. O.) an diesem „Protokorm" Adventivsprosse auftreten. Bei den Keimlingen der Erdorchideen wird der „Protokorm" meist knöllchenförmig.

Von Dikotylen sei genannt Streptocarpus polyanthus, dessen wurzelloses hypokotyles Glied (= Protokorm) nach Hielscher sich durch Hafthaare im Boden befestigt. An den früher erwähnten Embryonen der Utricularia-Arten [2]) bleibt das hypokotyle Glied gleichfalls ein undifferenzierter, als Reservestoffbehälter dienender Zellkörper, ebenso bei einigen wurzellosen Podostemeen. Dieses Auftreten eines „Protokorms" in ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen scheint mir nicht geeignet, die Hypothese von seiner phylogenetischen Bedeutung zu unterstützen, ich kann in dem „Protokerne" zunächst nur ein Organ sehen, das einem in der Entwicklung (speciell der Wurzelbildung) gehemmten hypokotylen Glied entspricht. Es steht sein Auftreten wahrscheinlich mit den äußeren Lebensbedingungen in Beziehung. Daß bei Pflanzen die überhaupt die Wurzelbildung eingebüßt haben, wie die Utricularien, auch am Keimling keine Wurzelbildung auftritt, ist leicht verständlich. Bei anderen Pflanzen, wie den genannten Lycopodium-Arten und Orchideen mag das Unterbleiben der Wurzelbildung mit der langsamen Entwicklung der Keimpflanze zusammenhängen, vielleicht mit der „Pilzsymbiose" [3]), die sich bei diesen Pflanzen findet. Indes mangelt uns eine klare Einsicht in diese Beziehungen bis jetzt; was die Lycopodien anbelangt, so sei hier noch auf Phylloglossum hingewiesen.

Diese australische Lycopodiacee besitzt in der Basis der beblätterten Pflanze zwei parenchymatische Knöllchen, die ihr Perennieren ermöglichen,

---

[1]) Flora, 1898, 85. Bd., p. 337. Daselbst auch weitere Litteratur.

[2]) Vgl. die Figur 298 *1* von Genlisea, die in dieser Beziehung mit Utricularia übereinstimmt.

[3]) An dem Stamm von Lycop. inundatum bildet sich an einzelnen Stellen „Polstergewebe", welches mit Pilzhyphen infiziert ist. Die Neubildung von Wurzeln ist in dessen Umgebung begünstigt, ganz ähnliches Polstergewebe findet sich auch im „Protokorm" von L. inundatum, in beiden Fällen, und ebenso bei den Wurzelknöllchen von L. cernuum scheint also durch die Pilzinfektion eine Stoffzufuhr vermittelt zu werden.

in ähnlicher Weise, wie dies bei vielen Ophrydeen der Fall ist. Diese Knöllchen (die in den von mir untersuchten Exemplaren keine Pilzinfektion aufweisen), lassen sich ohne Zweifel, wie dies auch von verschiedenen Autoren geschehen ist, mit dem „Protokorm" der oben erwähnten Keimpflanzen vergleichen, sie stellen eine Anschwellung der Sproßachse dar, in der keine Wurzel angelegt wird, diese entsteht oberhalb der neuen Knöllchen exogen an der Pflanze[1]).

c) Umbildungen von Sprossen in Wurzeln.

Sproßachsen, die wurzelähnlich gestaltet sind, haben wir schon bei Lebermoosen kennen gelernt (p. 271), sie finden sich sowohl bei Pteridophyten (z. B. Psilotaceen) als Samenpflanzen, aber eine wirkliche Umbildung eines Sprosses in eine Wurzel hat sich bis jetzt nirgends nachweisen lassen. BEIJERINCK[2]) will eine solche allerdings bei Rumex Acetosella beobachtet haben; indes kann ich seine Angaben nicht als beweisend betrachten[3]).

§ 2. Freilebende Wurzeln und Blätter, Übergang zwischen Blatt und Spross.

Die einzelnen Organe des Pflanzenkörpers sind wir gewöhnt, uns in Verbindung miteinander zu denken, weil dies in der That das häufigste, d. h. den gewöhnlichen Lebensbedürfnissen entsprechende und von uns infolgedessen als „normal" betrachtete Vorkommnis ist. Wir sehen bei den Vegetationsorganen z. B. Wurzel und Sproß mit einander verknüpft, und die Betrachtung der Regenerationserscheinungen hat uns gezeigt, daß die Wegnahme des Wurzelsystems oder des Sprosses vielfach eine Neubildung der verlorenen Teile zur Folge hat. Diesen Thatsachen stehen aber andere gegenüber. Es zeigt sich, daß unter besonderen Lebensbedingungen die Organe auch — wenigstens zeitweilig — für sich allein leben können. Allgemein bekannt und zugegeben ist das Vorkommen wurzelloser Sproße, die bei einigen freischwimmenden Wasserpflanzen (Salvinia, Ceratophyllum, Wasser-Utricularien etc.) auch bei Landpflanzen bei Übernahme der Wurzelfunktion durch Sproßachsen (Psilotum, Epipogon, Coralliorrhiza) oder Blätter (Genlisea, Polypompholyx, Land-Utricularien) vorkommen. Weniger beachtet ist dagegen das Vorkommen frei lebender, d. h. nicht einem Sprosse entspringender Wurzeln. Wir finden es bei einigen Saprophyten und Parasiten. Bei ersteren ist die saprophytische Lebensweise der Wurzeln offenbar ermöglicht durch die Symbiose mit Pilzen. Sie sind dadurch von den assimilierenden Sprossen bis zu einem gewissen Grade unabhängig, und thatsächlich sind bei manchen, wie z. B. Monotropa, assimilierende Sprosse nicht mehr vorhanden. Untersuchen wir z. B. das Wachstum von Pirola (Monesis) uniflora[4]), so zeigt sich, daß die beblätterten Sprosse

---

[1]) Vgl. betreffs der morphologischen Verhältnisse BOWER, On the development and morphology of Phylloglossum Drummondii. Phil. Transactions of the Royal Society, 1885.

[2]) a. a. O., p. 41.

[3]) B. fand an der Basis neu gebildeter Wurzeln ein oder zwei „Blättchen" und schließt daraus, daß ein Sproß nach Anlage eines oder zweier Blätter als Wurzel weiter gewachsen sei. Weder aus dem Texte, noch aus den Abbildungen geht aber hervor, daß diese „Blätter" Gefäßbündel hatten, es ist also die Möglichkeit vorhanden, daß es blattähnlich gestaltete Teile des durchbrochenen Rindengewebes waren.

[4]) Vergl, IRMISCH, Flora, 1855, p. 628 ff.

aus einem im Boden befindlichen Wurzelsystem entspringen. Sie sind von diesem, da sie selbst keine Wurzeln entwickeln, ganz abhängig (in der Nähe der Sprosse entspringt gewöhnlich aus dem Wurzelsystem eine Seitenwurzel), und bilden auch keine Seitensprosse. Auch finden sich Wurzelsysteme, die offenbar jüngere Stadien darstellen und noch keine Sprosse entwickelt haben. Es ist die Keimung leider unbekannt. Wahrscheinlich aber geht aus dem ungegliederten Embryo des keimenden Samens nicht wie sonst ein beblätterter und bewurzelter Sproß[1]), sondern unter Verkümmerung des letzteren nur ein saprophytisch lebendes Wurzelsystem hervor, an dem dann später endogen Sprosse entstehen. Ganz ähnlich ist es auch bei der verwandten, aber keine Laubblätter mehr besitzenden Monotropa. Während die über den Boden tretenden Sprosse nach der Blütezeit absterben, perenniert das Wurzelsystem und läßt in der nächsten Vegetationsperiode wieder neue Blütensprosse hervortreten. Diese selbständig lebenden Wurzelsysteme mit einem besonderen Namen zu bezeichnen[2]) halte ich aber nicht für erforderlich, denn zweiffellos handelt es sich hier um ein in Verbindung mit der saprophytischen Lebensweise stehendes abgeleitetes Verhalten, abgeleitet von dem normalen, bei dem wir vielfach auch sproßbildende (aber mit chlorophyllhaltigen Sprossen im Zusammenhang stehende) nicht selbständige Wurzeln kennen.

Auch selbständig lebende Blätter giebt es.

Zwar kann man die gewöhnlich in diesem Sinne aufgefaßten Kotyledonen von Streptocarpus polyanthus und Wendlandii wohl kaum so betrachten. Bei der Keimung entfalten sich zwei Kotyledonen wie bei anderen Streptocarpus-Arten. Einer bleibt an Größe bald zurück und verschwindet später, der zweite wächst zu einem großen Laubblatt aus, aus dessen Basis später die Inflorescenzen entspringen. HIELSCHER[3]) hielt die letzteren für adventive Bildungen. Es ist aber — obwohl eine einwandsfreie entwicklungsgeschichtliche Untersuchung nicht vorliegt — wahrscheinlicher, daß die Inflorescenz aus dem Ende der Hauptachse hervorgeht, die sich zwischen beiden Kotyledonen zu einem Internodium streckt, welches später wie der Stiel des großen Kotyledon aussieht.

Hierher kann man auch die Gestaltung des Vegetationskörpers der Lemnaceen rechnen. Man hat die flachen, aus einander hervorsprossenden Glieder dieser Pflanzen teils als Thallusglieder, teils — und dies ist die herrschende Anschauung — als (bei den meisten Arten) blattlose Sprosse aufgefaßt. Die blattähnlichen Gebilde sind aber, wie ich früher hervorhob[4]), offenbar wirklich Blätter. Man sprach ihnen die Blattnatur ab, weil an der Basis eines alten Gliedes ein (bei Wolffia) oder zwei neue Glieder (Fig. 297) hervorsprossen, und man es für ein morphologisches Dogma hielt, daß ein Blatt nie aus einem anderen Blatte, sondern nur aus einem Sproßvegetationspunkt hervorgehen könne. Dies Dogma wird aber durch das unten zu erwähnende Verhalten von Utri-

[1]) Denkbar ist natürlich auch, daß, wie IRMISCH annimmt, bei der Keimung ein Sproß entsteht, dessen Hauptwurzel (oder einer ihrer Seitenäste) dann zu dem sproßbildenden Wurzelsystem wird. Die Analogie mit der Keimung von Orobranche läßt mir aber die oben gegebene Annahme zunächst wahrscheinlicher erscheinen, auch bei dieser wird der Hauptsproß bei der Keimung ganz unterdrückt.

[2]) Wie VELENOVSKY vorschlägt in seiner Mitteilung „Über die Biologie und Morphologie der Gattung Monesis". Czechische Akademie, Prag 1892.

[3]) COHN's Beitr. zur Biol. der Pflanzen, 3. Bd., vergl. dagegen FRITSCH, Über die Entwicklung der Gesneriaceen. Ber. d. deutschen bot. Gesellsch., 1894, p. 97 ff.

[4]) S. II, p. 276.

cularia und das von vielen monokotylen Embryonen über den Haufen geworfen. An letzteren pflegen die ersten Blätter zu entstehen, ohne daß ein sichtbarer Vegetationspunkt vorhanden wäre, und es liegt keine Nötigung vor, ihn als eigentlich vorhanden, nur nicht wahrnehmbar in den Embryo hineinzuglauben. Der Kotyledon, das erste Blatt, bildet sich ja auch nicht aus einem Vegetationskörper, sondern einem Stück des Embryo. Ebensogut können auch spätere Blätter aus dem an der Basis anderer Blätter übrig bleibenden embryonalen Gewebe entstehen. Geradeso ist es auch bei Lemna und ihren Verwandteu und zwar sprechen für meine Auffassung, wie ich früher hervorhob, namentlich folgende Gründe:

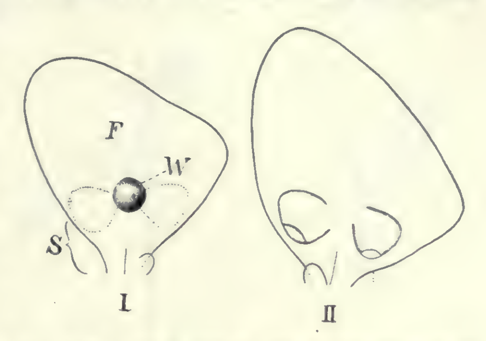


Fig. 297. Lemna trisulca, frei präparierte Glieder. Vergr. *I* von unten, *II* von oben. *W* Wurzel. Im übrigen vergl. den Text.

1) Pflanzen mit blattlosen Sprossen gehören sonst zu denen, welche Transpirationsherabsetzung „bezwecken“; bei den teils im, teils auf dem Wasser lebenden Lemnaceen wäre dies ganz unverständlich.

2) Bei der Keimung entwickelt sich der Kotyledon von Lemna zum ersten „Sproß“glied, das mit dem folgenden im wesentlichen übereinstimmt, der Kotyledon aber ist das erste Blatt, folglich müssen die folgenden „Glieder“ auch Blätter sein, wenn man den vergleichenden Standpunkt nicht ganz verlassen will.

3) Das was man sonst, z. B. bei Spirodela, für Blattorgaue gehalten hat, hat mit Laubblättern kaum Ähnlichkeit und kann zwanglos als „Ligularbildung“ aufgefaßt werden. Auf die Morphologie dieser merkwürdigen Pflanzen im einzelnen einzugehen, liegt hier kein Anlaß vor. An der Hand der Abbildung Fig. 297 sei nur darauf hingewiesen, daß die neuen „Glieder“ bei Lemna paarweise auf der Oberseite der alten entstehen und in taschenförmige Wucherungen eingeschlossen werden. An der Basis jedes Blattes behält eine Gewebezone embryonalen Charakter, aus ihr gehen die Neubildungen hervor, ein eigentlicher Vegetationspunkt aber kommt nicht zur Ausgliederung. Wenn man nun auch nur den Teil eines Lemna-Gliedes, der oberhalb der Bildungsstelle von Seitengliedern und Wurzeln steht (*F* Fig. 297), als Blatt, den unterhalb derselben als Sproßachse (*S* Fig. 297) bezeichnen wollte, so würde man dadurch die Thatsache nicht aus der Welt schaffen, daß die beiden nicht voneinander abgegliedert sind. Nach unserer Auffassung behalten also die Lemnaceen ein Verhalten bei, das sonst nur bei Keimpflanzen sich findet, ähnlich wie Phyloglossum, wie wir sahen, eine Organbildung in seinen Knöllchen aufweist, die bei Lyc. inundatum und L. cernuum auf die Keimpflanzen (und die sich ähnlich verhaltenden bei L. inundatum beobachteten „Adventivsprosse“) beschränkt ist. Diese Auffassung scheint mir derzeit die natürlichste, mag sie auch der alten Morphologie als eine — wie anderes am besten tot zu schweigende — Ketzerei erscheinen.

Mehrfach wurde erwähnt, daß das Verhalten von Utricularia für die allgemeine Betrachtung der Organbildung von besonderem Interesse sei, weshalb dasselbe hier etwas näher erörtert werden muß.

Utricularia gehört zu der Familie der Lentibularieen, deren sämtliche Gattungen Insektivorie betreiben. Pinguicula zeigt die „normale" Gliederung des Vegetationskörpers der Samenpflanzen, Wurzel und beblätterten Sproß. Die anderen Gattungen sind wurzellos. Die Funktion der Wurzeln wird bei Genlisea[1]) durch die zugleich als Insektenfallen dienenden, höchst merkwürdigen Schläuche ersetzt, welche wie sonst die Wurzeln in das Substrat eindringen; (vergl. Fig. 298) es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Schläuche umgebildete Blätter sind. Bei Polypompholyx und einigen (aber offenbar nur der Minderzahl) der auf dem Lande lebenden Utricularia-Arten finden wir folgende Organbildung. Als Beispiel diene die von mir in Westaustralien gesammelte Utricularia Hookeri[2]) (Fig. 299). Aus dem Samen geht ein an seiner Spitze in einen Blütenstand übergehender radiärer Sproß hervor, der, abgesehen von den Blattgebilden der Blüten und der Hochblätter, folgende Organe trägt: 1) Laubblätter, 2) Schläuche, die als Tierfallen dienen, 3) langgestreckte aber unverzweigte und schlauchlose, dünnen Wurzeln gleichende Bildungen, wir wollen sie „Blattwurzeln" nennen. Diese stecken wie die Schläuche im Substrat (feuchtem Boden), die Laubblätter erheben sich über dasselbe. Hier ist also die bei Genlisea den Schlauchblättern übertragene Doppelfunktion (Tierfallen und Haftorgane, resp. Wasseraufnahme) auf zwei Organe übertragen, die Schlauchblätter und die Blattwurzeln. Beide stehen einander aber noch sehr nahe, beide sind umgebildete Blätter, die Stiele der Schläuche gleichen sehr den Blattwurzeln und nicht selten findet am Ende langgestreckter Blattgebilde, die man zunächst für Blattwurzeln zu halten geneigt war, noch Schlauch-

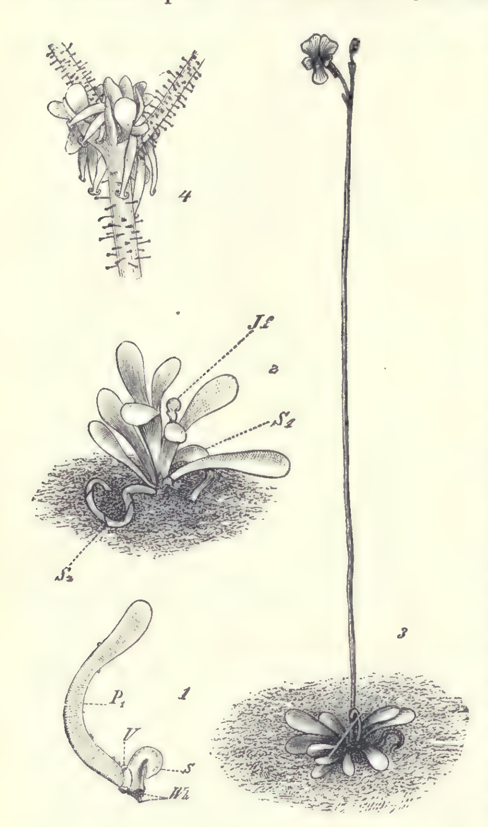


Fig. 298. Genlisea violacea. *1* Keimpflanze mit 3 Blättern, vergr., P_1 erstes Laubblatt, *S* Schlauchblattanlage, *V* Vegetationspunkt, *Wh* Wurzelhaare. *2* Ältere Keimpflanze etwa 3mal vergr. Sie hat außer einer Anzahl Laubblätter 2 Schlauchblätter S_1, aus S_2 gebildet, die in den Boden eingedrungen sind. *Jf* terminale Inflorescenz. *3* Dieselbe Pflanze (nat. Größe) später, an der Basis der ersten Inflorescenz hat sich eine zweite gebildet. *4* Stück einer Inflorescenz mit vegetativem Sproß, die zweiarmigen jungen Schlauchblätter nach unten gerichtet.

---

[1]) Vergl. GOEBEL, S. II und zur Biologie von Genlisea, Flora, 1893, 77. Bd., p. 208.

[2]) Derartige einfach organisierte Utricularien waren mir bei meinen früheren Untersuchungen nicht bekannt. Die Gestaltungsverhältnisse von Utricularia wurden geschildert in Flora, 1889 (der Aufbau von Utricularia) und „Morpholog. und biolog. Studien" (Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. IX und S. II.

wurzeln statt [1]) (siehe Fig. 299). Umbildung von Blättern zu Schläuchen finden wir auch sonst vielfach, sie ist also nichts Besonderes. Blattwurzeln sind allerdings sonst nicht bekannt, aber sie unterscheiden sich immerhin nicht sehr auffallend von den Blättern der Utric. Hookeri: sie behalten das auch bei diesen zunächst (wenngleich nur ganz kurz) vorhandene Spitzenwachstum länger bei und bleiben — wie dies bei nicht an das Licht tretenden Organen ja auch sonst bekannt ist — schmäler als die Laubblätter. Bei anderen Arten von Utricularia aber sehen wir die den Blattwurzeln entsprechenden Organe zu unbegrenzt wachsenden Ausläufern entwickelt, die Blasen, Laubblätter [2]), Blütenstände und andere Seitenprosse entwickeln; sie verlieren so den Blattcharakter vollständig. Sehen wir z. B. die in Fig. 300 abgebildete Utr. affinis an, so finden wir an der Basis der Inflorescenz hier keine Laubblätter mehr vor, sondern nur den Blattwurzeln entsprechende Organe (*K*), sowie Ausläufer, die Blätter (6) entwickelt, und sich verzweigt haben. Die Blattwurzeln können in Ausläufer übergehen und zwischen diesen und den Laubblättern giebt es bei

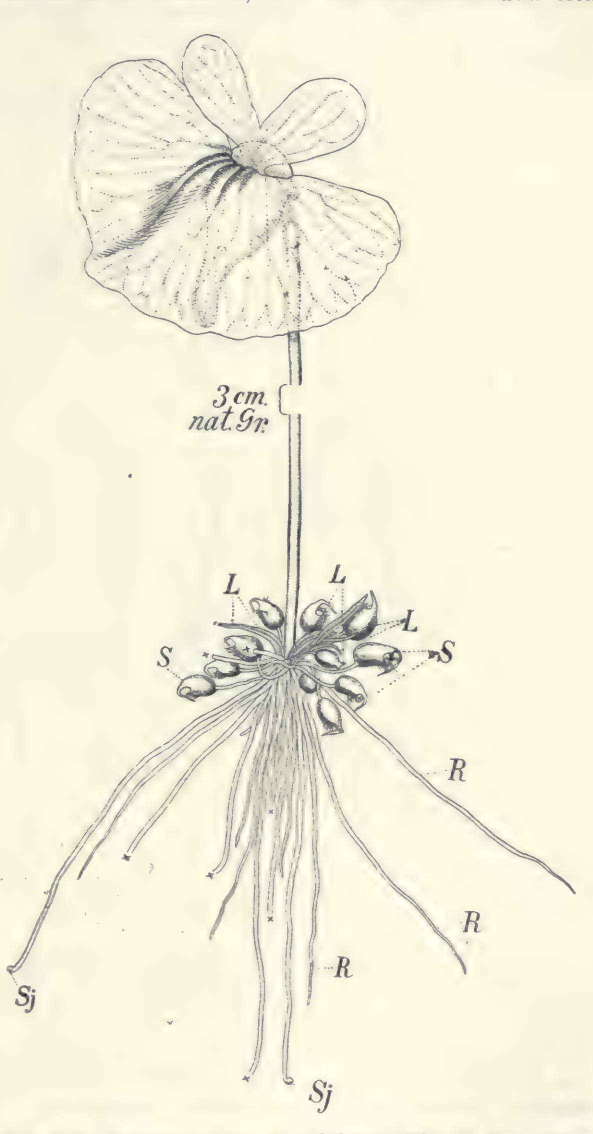


Fig. 299. Utricularia Hookeri. Blühende Pflanze, deren unterirdische Teile frei präpariert sind. Dreimal vergr. (im Schaft ein 3 cm langes Stück ausgelassen), *L* Laubblätter (punktiert), *S* Schläuche, *R* Rhizoïden (Blattwurzeln), *Sj* junge Schläuche am Ende von Rhizoïden, bei X abgebrochene Enden.

[1]) Auch bei Utricularia vulgaris treten (bei der Keimpflanze) die Schläuche gelegentlich am Ende eines Primärblattes auf (s. die Abbildung in S. II, Fig. 43 auf p. 941).

[2]) Diese kehren der Spitze des Ausläufers ihre Unterseite zu, und dementsprechend stehen auch die Achselsprosse dieser Blätter auf der der Ausläuferspitze abgewendeten Seite, also ein Verhalten, das dem an Sprossen sich findenden entgegengesetzt ist.

manchen Arten alle Übergänge, wofür ich früher zahlreiche Beispiele angeführt habe. Die Blätter sind überhaupt durch ein staunenswertes Reproduktionsvermögen bei manchen Arten ausgezeichnet, Ausläufer, ja selbst neue Blätter können aus den Blättern entspringen (Fig. 300 *I*), die Ausläufer ihrerseits können sich zu krallenähnlichen Haftorganen, z. B. Utr. neottioïdes, und zu knöllchenförmigen Wasserspeichern gestalten, kurz es ist das gewöhnliche Schema der Organbildung hier ganz über den Haufen geworfen. Die Betrachtung der Keimung aber und der entwicklungsgeschichtliche Vergleich haben den Ausgangspunkt

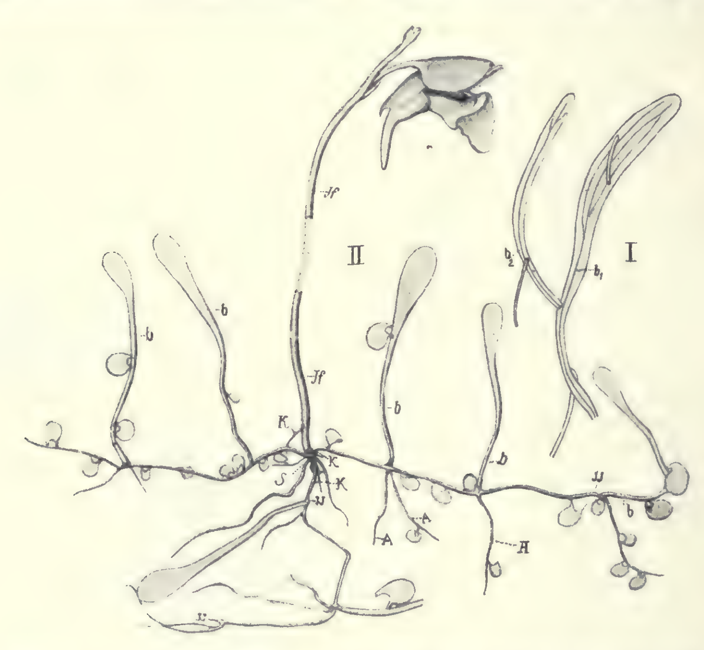


Fig. 300. *I* Utric. coerula, (vergr.) Blatt (b_1), aus dem ein Ausläufer und ein zweites Blatt (b_2) hervorgesproßt ist. *II* Habitusbild von Utr. affinis (vergr.), blühende Pflanze (die Blüte etwas verbogen), der unten die Samenschale noch ansitzt (*S*), Laubblätter sind an der Basis der Inflorescenz nicht mehr vorhanden, sondern nur beblätterte Ausläufer und „Rhizoïden" *K*.

aller dieser wunderbar mannigfaltigen Verhältnisse erkennen lassen. Die Keimpflanzen (denen wir bei der Frage nach den Kotyledonen wieder begegnen werden) haben auch bei den meisten untersuchten Arten das Verhalten beibehalten, das z. B. Utr. Hookeri zeitlebens zeigt, d. h. hier stehen die Schläuche als umgebildete ganze Blätter an der Hauptachse, während wir sie bei vielen anderen Arten auch an den Blättern antreffen. Auch die an den Keimpflanzen entstehenden Ausläufer gleichen zunächst den „Blattwurzeln", später verzweigen sie sich dann in der oben erwähnten Weise.

Die Gründe, welche uns die so verschieden gestalteten, oben besprochenen Organe der Land-Utricularien als „Blätter" erscheinen lassen, sind kurz folgende: 1) Für die Blasen ergiebt sich die Blattnatur sowohl aus dem Vergleich mit Genlisea, als aus der Keimungs- und Entwicklungsgeschichte (sowie aus gelegentlichen Übergangsformen zwischen

Blasen und Primärblättern[1]). 2. Für die Ausläufer sahen wir, daß sie in verschiedener Ausstattung auftreten. Wir finden alle Übergänge zwischen Laubblättern und Ausläufern (so bei Utr. longifolia, bryophila, coerulea u. a.). 3) Blätter und Ausläufer stimmen in ihrer Stellung am Keimsproß überein, wir sehen ferner, daß selbst statt der Vorblätter der Blüten und der Deckblätter an den Inflorescenzen Ausläufer auftreten können, daß also über die Art, wie die Organbildung dieser Utricularien zustande gekommen ist, kein Zweifel bestehen kann.

Die bisher besprochenen Utricularien sind in der europäischen Flora nicht vertreten, hier finden sich nur im Wasser lebende Formen, mit langen, flutenden, zweizeilig beblätterten „Sprossen". Die vergleichende Betrachtung ergab, daß die Wasser-Utricularien abgeleitete Formen darstellen, deren Keimsproß sich nicht weiter entwickelt (bei den Landformen wird er zur Inflorescenz), während ein Ausläufer zum „Sproß" heranwächst, und Blütenstände, Seitenzweige u. s. w. hervorbringt, es ist dasselbe Gebilde, das wir bei den Land-Utricularien aus den „Blattwurzeln" resp. Blättern sich haben hervorbilden sehen. Zugleich bieten die Wasser-Utricularien das auffallendste Beispiel für ein freilebendes Blatt, das freilich die Eigenschaften des gewöhnlichen Blattes ganz abgestreift hat.

Dieses höchst merkwürdige Beispiel eines „Organ-Proteus", wie Utricularia ihn darstellt, scheint mir mit den Ernährungsverhältnissen zusammenzuhängen. Ich meine das nicht so, daß die Mannigfaltigkeit der Organbildung etwa d i r e k t durch die Ernährungsverhältnisse bedingt wäre. Wohl aber wird Utricularia durch ihren Tierfang vom Substrat unabhängiger gemacht, sie kann sich, wenn der Ausdruck gestattet ist, erlauben, ihre Phantasie walten zu lassen, wie etwa ein reicher Mensch dies thut. Die Einfälle des Armen aber werden — ebenso wie die der gewöhnlichen Pflanzen — von der eisernen Schere der Lebensbedürfnisse kurz gehalten.

Ich hatte früher[2]) für die Podostemeen, eine Gruppe von Wasserpflanzen, darauf hingewiesen, „daß die große Mannigfaltigkeit in der Gestaltung des Vegetationskörpers nicht auf eine Anpassung sich zurückführen läßt, sondern darauf, daß an einem, pflanzliche Mitbewerber und viele tierische Feinde ausschließenden Standort, die durch den „Gestaltungstrieb" entstandenen Formen sich größtenteils erhalten konnten". Bei Utricularia sind es nach dem Obigen nicht die Standorts-, sondern Ernährungsverhältnisse, die eine freiere Entfaltung des „Gestaltungstriebes" ermöglichen. Dazu kommen natürlich die „inneren" Faktoren, namentlich das verhältnismäßig lange andauernde Spitzenwachstum der größeren Utricularia-Blätter, welches eine Weiterentwicklung derselben begünstigt.

Daran schließen wir einen weiteren Fall der Umwandlung von Blättern in Sprosse an, wie er bei Farnen sich findet, deren Blätter ja auch durch lange dauerndes Spitzenwachstum ausgezeichnet sind. Es scheint das Vorkommen dieser Umwandlung gar nicht so selten zu sein. Nach-

---

[1]) Wenn man von Genlisea ausgeht und damit Formen, wie Polypompholyx sowie Utricularia Hookeri vergleicht, wo Übergänge zwischen Blasen und Ausläufern sich finden, so könnte man zu der Ansicht gelangen, daß die Stufen der Umbildung folgende waren. 1) Beblätterte Pflanze mit Wurzeln (Pinguicula). 2) Ein Teil der Blätter bildet sich zu in den Boden eindringenden Schläuchen aus, die Wurzeln verkümmern als nutzlos gewordene Organe. 3) Die Stiele der Schläuche bilden sich teilweise zu Blattwurzeln aus, unter Hemmung resp. Verkümmerung der Schlauchbildung (Utr. Hookeri, Polypompholyx). 4) Die Blattwurzeln werden zu Ausläufern, die Blätter und Schläuche bilden.

[2]) S. II, p. 227. Ähnliche Anschauungen sprach neuerdings REINKE betreffs der interessanten Gestaltungsverhältnisse von Caulerpa aus.

gewiesen ist es durch meine Untersuchungen zunächst bei Adiantum Edgeworthi. Hier wie bei einigen Aneimia — (z. B. A. rotundifolia), Asplenium-Arten u. a. finden wir den oberen Teil des Blattes ausläuferartig verlängert und am Ende desselben die Anlage einer neuen Farnpflanze (Fig. 302). Es ist klar, daß durch die Streckung des Blattes der auf dem Blatte gebildete „Ableger" von der Mutterpflanze entfernt wird, ebenso wie etwa bei einem Erdbeerausläufer, wie bei diesem ist die an der Spitze des Farnblattes entstandene neue Pflanze auch schon mit Wurzelanlagen ausgerüstet. Die Frage ist, ob die neue Pflanze wirklich aus der Blattspitze hervorgeht; die Bildung von Knospen auf Farnblättern ist ja eine sehr verbreitete Erscheinung und so könnte hier (wie dies sonst auch geschieht) eine Knospe nahe der Spitze angelegt werden [1]). Meine Untersuchungen veranlassen mich, die Frage zu bejahen. Die



Fig. 301. Adiantum Edgeworthi, Habitusbild eines knospenbildenden Blattes, *b* erstes, unabhängig vom Stammscheitel entstandenes Blatt der Knospe, $^1/_2$ nat. Gr.

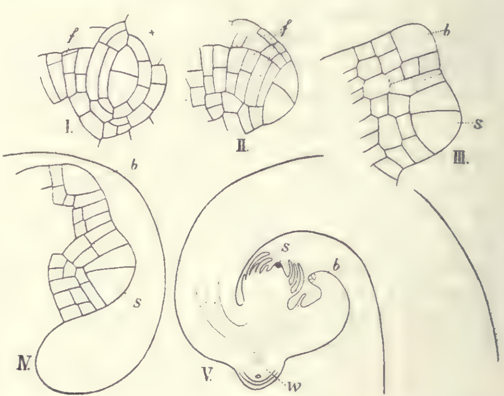


Fig. 302. Adiantum Edgeworthi, Entstehung der blattspitzenbürtigen Knospen, *I—IV* stark, *V* schwach vergr. *I* Blattspitze von oben. Die Blattscheitelzelle hat sich durch eine Querwand geteilt. X Stelle, an der das erste Blatt der Knospe entsteht. *II* Dieselbe Blattspitze von der Seite, *f* die seitliche Blattreihe, aus der sich sonst am Blatte die Fiederblättchen entwickeln. *III* Optischer Längsschnitt durch eine Blattspitze, *S* die geteilte Scheitelzelle, *b* erstes Blatt der Knospe. *IV* Etwas älteres Stadium. *V* Längsschnitt durch eine Blattspitze, *S* die von Spreuschuppen umgebene Knospe, *b* erstes Blatt (scheinbar die Fortsetzung des Mutterblattes bildend).

Blätter von Ad. Edgeworthi zeigen an ihrer Spitze eine zweischneidige Scheitelzelle [2]), welche zwei Reihen von Segmenten bildet. Es fand sich an freipräparierten Blattspitzen wiederholt ein Stadium, in welchem diese Scheitelzelle durch eine auf ihren gebogenen Seitenwänden rechtwinkelige Teilungswand geteilt war (Fig. 302 *1, 2*), dadurch entstehen 2 Scheitelzellen, welche sich der Gestalt der dreiseitig-pyramidalen, wie sie bei vielen Stammscheiteln von Farnen sich findet, sehr annähern, eine der-

[1]) Die Betrachtung des fertigen Zustandes genügt also in keiner Weise zur Bestimmung des Ursprungsortes der Knospe.

[2]) Wie die Blätter anderer leptosporangiater Farne (vergl. den Abschnitt über Blattentwicklung).

selben wird offenbar zur Stammscheitelzelle der aus der Blattspitze entstehenden Knospe (siehe Fig. 302 *3, 4, 5*). Das erste Blatt der Knospe aber geht nicht aus dem aus der Blattspitze gebildeten neuen Vegetationspunkt, sondern aus einer derselben nahe gelegenen Stelle der konvex gekrümmten Seite des Mutterblattes hervor[1]), eine mir unerwartete Erscheinung, die aber ihr Gegenstück bei der Embryobildung und bei der apogamen Entstehung von Farnpflanzen findet. Die junge Pflanze bildet bald (endogen) die Anlage einer Wurzel und noch weitere Blattanlagen, sie entwickelt sich sofort weiter, und da ihre Blätter denselben Vorgang wiederholen, so entsteht eine ganze Kolonie von Pflanzen durch diese „wandernden Blätter". Bemerkt sei, daß die Verlängerung der Blattspindel erst nach Bildung der Knospe eintritt. Der Fall ist, wie schon oben bemerkt, analog dem der Farnwurzeln, bei denen wir die Umwandlung in einen Sproß auffaßten als (bildlich gesprochen) zustande gekommen durch das Hinaufrücken der sonst seitlich eintretenden Knospenbildung auf die Spitze, es läge hier also nicht eine „Umwandlung", sondern eine terminale Neubildung vor.

§ 3. Die Ausgestaltung der Vegetationsorgane am Embryo.

Die Eizelle ist, wie dies der Name besagt, ursprünglich eine einfache Zelle. Sie wird zum Embryo, indem sie sich durch Teilungen in einen Zellkörper verwandelt. Zahlreiche Untersuchungen der letzten Jahrzehnte stellten sich die Aufgabe, den Zusammenhang zwischen der Anordnung dieser Teilungswände einerseits und der Organanlage und der Gewebegliederung andererseits festzustellen. Man darf wohl sagen, daß die Resultate dieser Untersuchungen der aufgewandten Mühe kaum entsprochen haben, insofern als nur wenig von allgemeiner Bedeutung dabei herausgekommen ist. Schon aus diesem Grunde ist ein Eingehen auf Einzelheiten hier nicht erforderlich, nur die allgemeineren Beziehungen seien kurz angeführt. Zunächst sind zwei Fälle zu unterscheiden: In dem einen wird der ganze aus der geteilten Eizelle hervorgegangene Zellkörper zur Keimbildung verwendet, im zweiten nur ein Teil derselben, ein anderer, entweder als „Fuß" oder „Embryoträger" bezeichnet (beide können auch an einem und demselben Embryo zusammen vorkommen, z. B. bei Selaginella), dient dazu, den Embryo in günstige Ernährungsbedingungen zu bringen, und geht deshalb, nachdem er seine Dienste geleistet hat, zu Grunde. Wir werden diese embryonalen Ernährungsverhältnisse bei den Samenpflanzen in einem besonderen Abschnitte behandeln und wenden uns zunächst den morphologischen Erscheinungen zu.

a) Pteridophyten.

α) Farne. Man ist oft geneigt, die Embryoentwicklung der Farne als „typisch" für die übrigen Pteridophyten zu betrachten, indes mit Unrecht. Es darf bei Beurteilung des Farnembryos das — bis jetzt ganz vernachlässigte — biologische Moment nicht vergessen werden: Da im Prothallium nur verhältnismäßig (d. h. im Verhältnis etwa zu den Prothallien der Ophioglosseen- und der meisten Lycopodium-Arten) wenig

---

[1]) Die frühzeitige Anlegung dieses Blattes, das allen auf der Knospe stehenden vorauseilt, ist biologisch verständlich: es wird früh gebraucht (weil es der Knospe Assimilate zuführt) und entsteht demgemäß früh. Man könnte es, wenn man nur ältere Stadien berücksichtigt (Fig. 302 *5*), für die Fortsetzung des Blattes halten, an dem die Knospe entsteht. Es bildet sich aber zweifelsohne etwas seitlich von der ursprünglichen Blattspitze.

Reservestoffe abgelagert sind, auch die Assimilationsthätigkeit der Prothallien ihrer Größenverhältnisse wegen keine sehr beträchtliche sein kann, so muß die junge Farnpflanze früh schon selbständig werden. Dem entspricht, daß die einzelnen Organe sich früh voneinander sondern. Charakteristisch ist, daß am Embryo unabhängig voneinander entstehen: 1) die Stammknospe; 2) ein Kotyledon — so bezeichnet, weil er nicht wie die späteren Blätter aus der Stammknospe entsteht; 3) die erste Wurzel; 4) ein Saugorgan, „der Fuß" [1]), mittels dessen aus dem Prothallium, auch wenn der Embryo schon das Archegonium durchbrochen hat, Nährmaterialien in ihn übergehen können, auch dient er, ehe die Wurzel in den Boden eindringt, zur Befestigung des Embryos. Die Stellen des Embryos, wo diese Organe sich bilden sollen, lassen sich früh schon unterscheiden. Der Embryo (vergl. das Schema Fig. 304 *I*) zerfällt nämlich in 8 Oktanten, von denen einer die Stammknospe, zwei andere den Kotyledon (resp. ein dritter einen zweiten Kotyledon), einer die Wurzel, der Rest das Haustorium liefert. Indes wäre es offenbar ein Irrtum, anzunehmen, daß schon mit den ersten Zellteilungen eine materielle Sonderung im Embryo eingetreten sei. Die regelmäßige Zellteilungsfolge gestattet uns nur den späteren Ort der Organanlagen verhältnismäßig weit zurückzuverfolgen. Zunächst aber ist der Embryo offenbar noch (auch nach der Octantenbildung) aus wesensgleichen Zellen zusammengesetzt, in denen allmählich dann eine differente Ausbildung eintritt. Wie es scheint, stimmen damit im wesentlichen alle Filicineen überein, aber schon bei den Marattiaceen stößt die Zurückführung der einzelnen Organe auf die Oktanten auf Schwierigkeiten und auch bei Botrychium ist sie nicht gelungen.

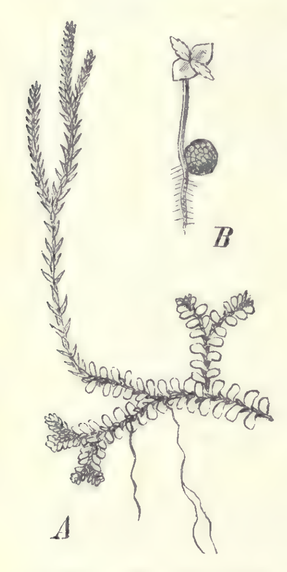


Fig. 303. S. denticulata, *B* Keimpflänzchen, welches außer den beiden Kotyledonen noch 2 Blätter entwickelt hat mit der Makrospore. Vergr. (Nach BISCHOFF, Lehrb.)

β) Bei Isoëtes ist ein Stammvegetationspunkt nach der Ausgliederung von Wurzel und Kotyledon nicht wahrnehmbar, erst später tritt er deutlich hervor, es dürfte dies mit der wenig ergiebigen Blattproduktion der Keimpflanzen zusammenhängen.

γ) Equisetum. Die Embryoentwicklung schließt sich im wesentlichen an die der Farne an, charakteristisch ist, daß auch am Embryo die Blattbildung zurücktritt, sie kommt (ähnlich wie bei einigen unterirdisch keimenden Lycopodien) wesentlich nur als Schutz der Sproßspitze in Betracht.

δ) Lycopodinen. Hier giebt es monokotyle und dikotyle Embryonen. Erstere bei L. Selago, inundatum (Fig. 270, 3) und cernuum (nebst verwandten Formen), letztere z. B. bei L. clavatum, annotinum. Die Verschiedenheit dürfte insofern mit den Lebensverhältnissen in Beziehung stehen, als die unterirdisch angelegten Keimpflanzen ihren Sproßscheitel ausgiebiger durch Blattbildung schützen, als die oberirdisch entstandenen.

---

[1]) Es wäre besser diese Bezeichnung ganz fallen zu lassen und nur von dem Haustorium zu sprechen.

Selaginella (Fig. 303*B*) hat 2 Kotyledonen, die Embryonen von S. spinulosa haben nach BRUCHMANN kein Haustorium („Fuß"). Alle untersuchten Lycopodinen besitzen an ihrem Embryo einen Embryoträger (Fig. 304 *Et*) und erinnern dadurch an die bei Samenpflanzen so häufig sich findenden Verhältnisse; die Zurückführung der Organe auf einzelne Zellen des jungen Embryos ist auch hier in den meisten Fällen unmöglich.

b) Samenpflanzen.

Es liegt nicht in meiner Absicht, hier eine Übersicht über die betreffs der Embryoentwicklung bekannt gewordenen Thatsachen zu geben. Es geschah dies vor einer Reihe von Jahren in der „Vergl. Entwicklungsgeschichte"[1], auf die um so mehr verwiesen sei, als etwas prinzipiell Neues seither nicht dazu gekommen ist. Es seien hier also nur kurz die hauptsächlichsten Erscheinungen hervorgehoben. 1) Der Embryo der Samenpflanzen besteht in den typischen Fällen aus Wurzel und Sproß, letzterer mit einem oder mehreren Kotyledonen, dem Sproßvegetationspunkt und dem hypokotylen Stengelglied, in dessen Verlängerung die erste Wurzel angelegt wird. Die Anlegung der Wurzel kann in manchen Fällen (Gräser) so erfolgen, daß für das hypokotyle Stengelglied nichts mehr übrig bleibt. 2) Auch hier werden diese Organe unabhängig voneinander angelegt, die Kotyledonen also sind nicht am Sproßvegetationspunkt entstanden. Dieser tritt bei manchen Embryonen innerhalb des Samens überhaupt noch nicht hervor, und ist bei manchen Monokotylen auch bei Bildung der ersten Blätter nicht als gesondert nachweisbar[2]) (vgl. die Bemerkung über Lemna p. 442). 3) Eine Zurückführung der Organgliederung auf bestimmte Teilungen im Embryo ist höchstens für einige Fälle möglich, auch für diese aber gelten offenbar die oben für die Farne gemachten Bemerkungen, daß die wirkliche Organsonderung erst später eintritt, selbst wenn die Zellenanordnung erlaubt, die Stellen des Embryos, wo sie stattfinden wird, schon frühzeitig zu erkennen. „Wir wissen im Grunde nicht viel mehr, als . . . daß ein Stück des Embryos, welches der Mikropyle zugekehrt ist, zur Wurzel wird, die Kotyledonen bei den Dikotylen (und Gymnospermen) seitliche Sprossungen des Embryos sind, während bei den Monokotylen der Kotyledon (aber nicht immer) apikal ist" (vgl. Entwicklungsgesch. p. 171). Dies entspricht der oben mehrfach vertretenen Anschauung, daß eine Differenzierung der ursprünglich gleichen Zellen des Embryos erst allmählich eintritt.

Orientierung der Organe am Embryo.

Die Anordnung der Organe am Embryo, speciell die räumlichen Beziehungen von Wurzel, Kotyledon (resp. Kotyledonen) und Sproßscheitel sind nicht bei allen Gefäßpflanzen dieselben. Die Frage, welche Ursachen, äußere oder innere, diesen Lageverhältnissen zu Grunde liegen, ist mehrfach aufgeworfen worden, nicht aber, soweit ich sehen kann, die, inwiefern die gegebene Anordnung zu den Lebensverhältnissen in Beziehung steht. Wir haben im allgemeinen Teile schon hervorgehoben (p. 188 ff.), daß äußere Kräfte bei der räumlichen Anordnung der Teile des Embryos nicht in Betracht kommen, hier sind deshalb die „inneren"

---

[1]) SCHENK's Handbuch der Botanik, III, 1.

[2]) Man kann ihn, wie ich a. a. O. hervorhob, als zwar vorhanden, aber auf einige, äußerlich nicht hervortretende Zellen beschränkt betrachten, indes ist eine Nötigung zu einer solchen Annahme nicht vorhanden.

Beziehungen hervorzuheben, darüber können wir, wie nachgewiesen werden soll, allgemein sagen: **Wurzel, Sproß und Haustorium werden in der Orientierung angelegt, welche für ihre Funktion die vorteilhafteste ist.**

a) Pteridophyten. *α*) Formen ohne und *β*) mit Embryoträger verhalten sich verschieden. Bei letzteren ist, schon durch das Vorhandensein eines Embryoträgers eine polare Differenzierung gegeben, das dem Embryoträger abgekehrte Ende wird stets zum „Sproßpol".

α) Am Farnembryo treffen wir als Organe, wie erwähnt, die Anlage des Sproßvegetationspunktes (*S* Fig. 304 *I*), das Haustorium (*F* Fig. 304 *I*), den Kotyledon (*Co* Fig. 304 *I*), die Wurzel (*W* Fig. 304). Die Fig. 304 *I*, giebt ein Schema für die Lagerung dieser Teile. Die Archegonien stehen

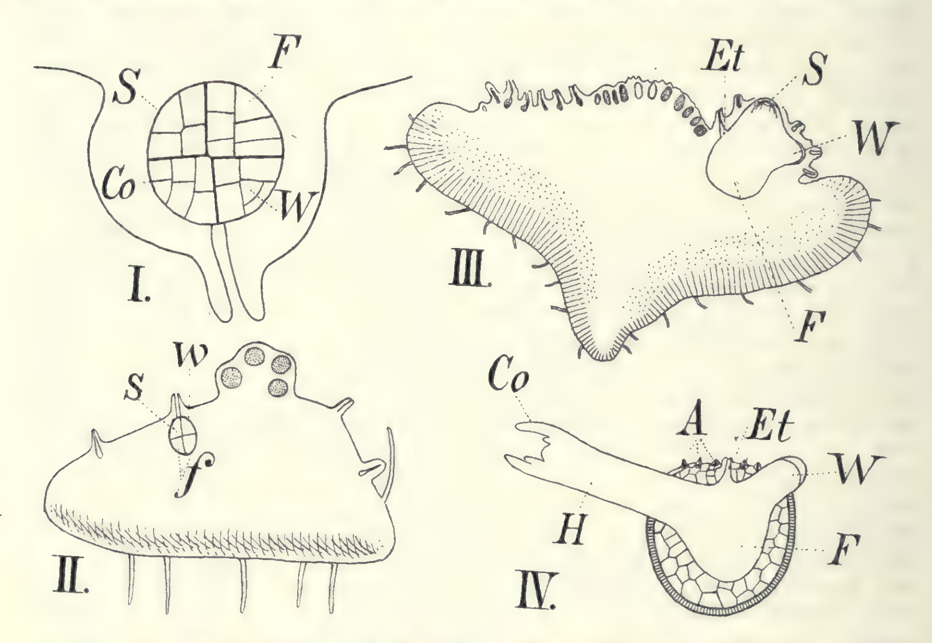


Fig. 304. Schematische Zeichnungen für die Orientierung der Organe am Embryo, entworfen mit Benutzung von Abbildungen von JEFFREY *(II)*, BRUCHMANN *(III)*, PFEFFER *(IV)*. *I* befruchtetes Archegonium eines isosporen leptosporangiaten Farns, *S* Stammscheitel, *F* Haustorium (Fuß), *Co* Cotyledon, *W* Wurzel. *II* Botrychium virginianum, Prothalliumlängsschnitt, der ganze untere Teil des Embryos wird zum Haustorium *(f)*, die Wurzel *W* und der Stammscheitel gehen aus der oberen Hälfte hervor. *III* Lycopodium clavatum, *Et* Embryoträger. *IV* Selaginella, *A* Archegonien, *H* Hypokotyl.

auf der Unterseite der Prothallien; es ist klar, daß das Saugorgan dem Prothallium, aus dem es seine Nahrung bezieht, zugekehrt sein muß. Die Wurzel wird den Archegoniumbauchteil am leichtesten durchbrechen, wenn sie nach unten liegt, der Stammvegetationspunkt müßte, wenn er nicht schon nach oben hin angelegt wäre, durch Krümmungen diese Lage zu erreichen suchen. Der Kotyledon dient mit beim Durchbrechen der Kalyptra (d. h. des nach der Befruchtung herangewachsenen Bauchteiles des Archegoniums resp. des ihm benachbarten Gewebes). Damit dürfte seine Lage gegenüber der Wurzel zusammenhängen; wie sich das Verhalten bei den horizontal schwimmenden Makrosporen der Marsilia-

ceen durch die „Drehbarkeit“ der ersten Teilungswand des Embryos erreicht wird, wurde p. 189 dargelegt. Vergleichen wir damit die Embryobildung der Botrychium[1]) (Fig. 304 *II*), so zeigt sich, daß hier Sproß und Wurzel aus dem oberen Teile des Embryos hervorgehen: würde die Wurzel nach unten angelegt, so müßte sie entweder Krümmungen ausführen, oder den knolligen Prothalliumkörper durchbrechen. Ganz dasselbe sehen wir bei Isoëtes, dessen Makrosporen nicht horizontal, sondern aufrecht keimen (die Archegonhälse nach oben); auch hier wird Wurzel und Sproß im oberen Teil des Embryos angelegt.

β) Lycopodium. Beispiel: Lyc. clavatum und L. annotinum[2]) (Fig. 304 *III*). Der Embryo ist hier mit einem Embryoträger (*Et*) versehen, wodurch polare Differenzierung gegeben ist. Er führt frühzeitig eine Krümmung aus, welche die Spitze nach oben bringt (vgl. unten Selaginella); an einem älteren Embryo finden wir nach unten ein massiges Haustorium (*F*) (dorther müssen ja die Nährmaterialien kommen), nach oben die Stammknospe (*S*), seitlich die Wurzel (*W*). Die Stammknospe die sich aus der Erde herausarbeiten muß, ist hier von mehreren Blattanlagen bedeckt, die Wurzel wird verhältnismäßig spät angelegt, was mit der Thatsache in Verbindung stehen dürfte, daß das knollige, mit Reservestoffen reichlich versehene Prothallium dem Embryo erlaubt, verhältnismäßig lange unselbständig zu bleiben.

Selaginella. Die Fig. 304 *IV* zeigt eine Keimpflanze, welche das von der dicken Schale der Makrospore umgebene Prothallium sowohl mit dem hypokotylen Gliede (*H*), wie mit der Wurzel (*W*) durchbrochen hat. Es geschieht dies an der Stelle, wo das dicke „Epispor“ der Makrospore durch das Prothallium gesprengt ist. Die Anordnung gleicht jetzt einigermaßen der von Isoëtes, aber ist in Wirklichkeit auf verschiedene Weise zustande gekommen. Wie Fig. 305 zeigt, würde der Embryo durch den Embryoträger (*et*) in das Prothallium hinabgeschoben, seine Spitze bildet den Sproßteil, sie krümmt sich, wie der mit emb_2 bezeichnete Embryo in Fig. 305 zeigt, so daß sie die Durchbruchstelle des Prothalliums durch die dicke Makrosporenhülle *spm* erreicht. Die Wurzel (*W*) Fig. 304 wird verhältnismäßig spät angelegt, wenn der Embryo schon (gegen den Embryoträger) fast in einem rechten Winkel umgebogen ist, dann aber so, daß sie sogleich in die für den Durchbruch günstige Lage gelangt, d. h. sie wird in annähernd horizontaler Richtung angelegt. Selaginella ist auch insofern von Interesse, als bei ihr (im Unterschied

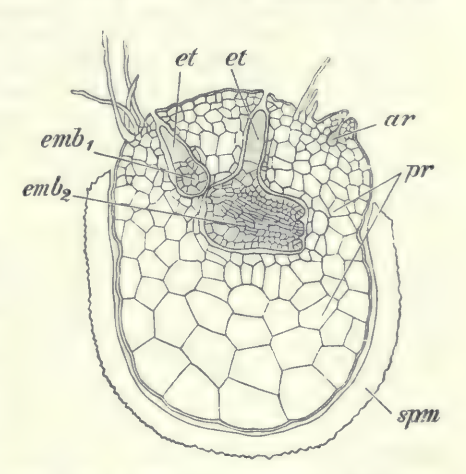


Fig. 305. Selaginella Martensii. Weibliches Prothallium, aus der am Scheitel geöffneten Makrosporenmembran *spm* hervortretend, *ar* unbefruchtet gebliebenes Archegonium, emb_1, emb_2 zwei in das Prothalliumgewebe eingesenkte Embryonen mit den Embryoträgern *et*. Vergr. 124. Kombiniert nach PFEFFER (Lehrb.).

[1]) Vgl. JEFFREY a. a. O.
[2]) Vgl. BRUCHMANN a. a. O.

von anderen Pteridophyten) die Wurzel (wenigstens späterhin) ziemlich genau in die Längsachse des hypokotylen Gliedes fällt (Fig. 303 *B*) eigentlich wird sie aber auch hier seitlich angelegt) wie ja auch eine Selaginella-Keimpflanze auffallende habituelle Ähnlichkeit mit einem dikotylen Keimling hat.

b) Samenpflanzen.

Dadurch, daß die befruchtete Eizelle am Embryosack festhaftet einerseits, durch die hier meist eintretende Ausbildung eines Embryoträgers andererseits ist hier, wie bei den Lycopodinen von vornherein eine polare Differenzierung gegeben (vgl. p. 188 Anm.). Der der Anheftungsstelle — oder der Mikropyle der Samenanlage — abgekehrte Teil des Embryos wird stets zum „Sproßpol". Die Wurzel entsteht in dem der Mikropyle zugekehrten Teil. Dies ist für sie auch insofern von Vorteil, als bei den meisten Samenpflanzen die Wurzel (inkl. Hypokotyl) bei der Keimung vorauseilt. Dazu bedarf sie Wasser. Die Mikropyle aber stellt nachgewiesenermaßen eine der Stellen der Samenschale dar, durch welche der Wassereintritt am raschesten erfolgt. Die Einrichtungen zur Ernährung des Embryos der Samenpflanzen werden, wie erwähnt, zusammen mit der Samenbildung besprochen werden, hier ist zunächst noch zu erwähnen die Gestaltung des Embryos im Samen. Bei den Pteridophyten geht die Entwicklung der befruchteten Eizelle gleichmäßig, d. h. nicht durch eine Ruheperiode unterbrochen, weiter. Bei den Samenpflanzen dagegen erfolgt mit wenigen, unten zu erwähnenden Ausnahmen früher oder später eine Unterbrechung der Embryoentwicklung, die erst bei der Keimung wieder aufgenommen wird. Die Ausbildung, welche der Embryo zur Zeit des Eintritts der Samenreife erreicht hat, ist eine sehr verschiedene. Sie bezieht sich einmal auf die Ausgliederuug (Art und Zahl der Organe des Embryos im allgemeinen) und dann auf die Umbildungen, die mit der Ablagerung von Reservestoffen im Embryo verknüpft sind.

α) Ausgliederung des Embryos. Als einen „normalen" Embryo können wir den bezeichnen, der aus Wurzel und Sproß (mit Kotyledon, resp. Kotyledonen, Sproßachse und Sproßvegetationspunkt, an welchem sich oft noch weitere Blattanlagen befinden) besteht. Damit ist der Embryo für die Keimung eingerichtet, abweichendes Verhalten fordert unwillkürlich zu der Frage heraus: womit hängt es zusammen?

1) Unvollständige Embryonen. Bei einer Anzahl von Pflanzen ist der Embryo zur Zeit der Ablösung der Samen von der Mutterpflanze ein ungegliederter Zellkörper, der als Hemmungsbildung zu betrachten und dementsprechend klein ist. Bei diesen unvollständigen Embryonen sind zwei Gruppen zu unterscheiden: bei der einen bleibt die unvollständige Ausbildung des Embryos erhalten während der ganzen Ruhezeit des Samens, also bis zur Keimung. Hierher gehört eine Anzahl Saprophyten und Parasiten, aber auch eine Anzahl anderer Pflanzen.

Bei der anderen Gruppe dagegen dauert die Hemmung in der Embryonalentwicklung verhältnismäßig kurze Zeit, der Embryo entwickelt sich im abgefallenen Samen weiter, es tritt, ähnlich wie bei künstlich von der Mutterpflanze abgelösten Samen, eine Art „Nachreife" ein. Es möge die letztere Gruppe zuerst besprochen werden, weil sie dem gewöhnlichen Verhalten sich näher anschließt.

Um zu ermitteln, wie weit es sich um eine biologische Gruppe handelt, seien zunächst die Einzelfälle aufgezählt:

Dikotylen. Ranunculaceen. Über den Embryo von Eranthis hiemalis sagt kurz BAILLON[1]), „ces graines sonst connues, depuis longtemps, comme ne renfermant pas d'embryon à leur maturité". Wie verhält es sich damit? Daß kein nachweisbarer Embryo im reifen Samen vorhanden sein sollte, ist von vornherein sehr unwahrscheinlich. Thatsächlich ist der Embryo im reifen Samen ein Zellkörper, wie wir ihn bei anderen Ranunculaceen und sonstigen Dikotylen in dem der Anlegung der Kotyledonen vorausgehenden Stadium antreffen, d. h. der Embryo ist nicht mehr ganz kugelig, sondern in seinem vorderen Ende etwas abgeflacht. Durch seine Kleinheit kann er bei oberflächlicher Untersuchung leicht übersehen werden.

Ganz ähnlich verhält sich Ranunculus Ficaria. Eine Beschreibung des Ficaria-Embryos zu geben, ist aber überflüssig, da dies schon von HOFMEISTER[2]) und HEGELMAIER[3]) geschehen ist. Ersterer giebt an, daß der Embryo völlig ausgebildeter Samen von kugeliger Gestalt sei, letzterer, daß er in dem sonst der Anlegung der Kotyledonen vorausgehenden Stadium verharre; es gelang ihm nicht, Samen im Zimmer zur Weiterentwicklung zu bringen, im Freien ist dies aber nicht selten der Fall (vgl. IRMISCH, Beitr. zur vergl. Morphol. der Pflanzen I, Ranunculus Ficaria, Halle 1854).

Interessant ist das Verhalten innerhalb der Gattung Anemone[4]). Der Embryo ist hier bald dikotyl, bald akotyl (letzteres in den Sektionen Sylvia und Hepatica). Es schwanken aber die Größen- und Ausbildungsverhältnisse des Embryos selbst bei einer und derselben Pflanze, bei An. trifolia finden sich gelegentlich die Kotyledonen angedeutet. Meist aber ist der Embryo ein kugeliger, ungegliederter Zellkörper, so bei An. nemorosa, ranunculoïdes, Hepatica (die Pulsatillen haben einen kleinen dikotylen Embryo). Die Keimung findet bei ihnen erst im Jahre nach der Samenbildung statt (die Wurzel durchbricht aber meist schon im Herbst das Perikarp).

Fumariaceen. Was Corydalis cava[5]) und solida[6]) anbelangt, so ist bekannt[7]), daß der Embryo sich erst nach dem Abfallen des Samens (in welchem er als kleiner ungegliederter Zellkörper liegt) im Laufe des Sommers und Herbstes weiter ausbildet, eigentümlich ist, daß hier ebenso wie bei Ran. Ficaria und Anemone appenina (JANCZEWSKI a. a. O.) nur ein Kotyledon am Keimling sich findet.

Stylidiaceen. Die untersuchten Stylidium-Arten[8]) zeigen sämtlich ungegliederte Embryonen, ohne Andeutung von Kotyledonen und Wurzeln. Daß dasselbe Verhalten auch bei einer monokotylen Pflanze sich findet,

---

[1]) Sur l'embryon et la germination des graines de l'Eranthis hyemalis. Bulletin de la Société Linnéenne de Paris, No. 2, Séance du 6 Mai 1874.

[2]) PRINGSHEIM's Jahrb. I, p. 83.

[3]) Vergleichende Untersuchung über Entwicklung dikodylodener Keime. Stuttgart 1878. p. 27 ff.

[4]) JANCZEWSKI, Etudes morphologiques sur le genre Anemone. Revue de botanique, T. IV, 1892.

[5]) BISCHOFF (Beobachtungen über den eigentümlichen Gang des Keimens und der Entwicklung der Knollen bei Corydalis cava) konnte in den „reifen" Samen den Embryo nicht finden, erst gegen Ende August gewahrte er ihn.

[6]) IRMISCH, Über einige Fumariaceen. Abh. der naturf. Ges. zu Halle II, 1860. HEGELMAIER, Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikodyler Keime. Stuttgart 1878.

[7]) HOFMEISTER, PRINGSHEIM's Jahrb. I, p. 83.

[8]) BURNS, Beitr. zur Kenntnis der Stylidiaceen (erscheint in Flora, 1900).

ist schon vor 50 Jahren von HOFMEISTER angegeben, aber, wie es scheint, nicht weiter beachtet worden. Er sagt[1]) von Gagea arvensis: „der Embryo wird dadurch zu einem eiförmigen Zellenkörper. Wenn seine Ausbildung so weit vorgeschritten ist, daß er in der Richtung seiner Längenachse 24, in der seiner kleinen Achse 12 Zellen zeigt, so beginnen die Wandungen der Zellen des schon seit einiger Zeit ihn dicht umgebenden Endosperms . . . . . die . . . Verdickungsschichten zu zeigen, die Zellen des Embryos füllen sich dicht mit körnigen Stoffen und werden saftlos; die Samenreife tritt ein. Gagea liefert somit das interessante Beispiel einer Pflanze, von der wohl kaum gesagt werden kann, daß sie sich nur von organischen Stoffen ernähre . . . und deren Embryo, wenn auch aus mehr Zellen zusammengesetzt, als der von Orchis, des stets nur zweizelligen, nie über $^1/_{100}$ ''' im Durchmesser haltenden Embryo von Monotropa nicht zu gedenken, aus einer homogenen Zellenmasse besteht und der bei der Samenreife keines der Vegetationsorgane (Endknospe, Würzelchen und Keimblatt) zeigt, welche der Mehrzahl der Phanerogamen zukommen.“

Die von mir untersuchten Samen von Gagea lutea reiften Ende Mai, zu welcher Zeit auch die Blätter schon nicht mehr lebenskräftig waren. Der Embryo, an welchem der obere Teil des Embryoträgers ansitzt, ist ein ovoïder Körper, der in einem genauer untersuchten Falle eine Länge von 0,26 mm, eine Breite von 0,17 mm besaß. Im unteren Drittel läßt sich eine seichte Grube erkennen, welche die Lage des Sproßvegetationspunktes resp. die der sehr wenig hervortretenden Kotyledonarscheide bezeichnet. Die Ausbildung der Wurzel ist noch kaum angedeutet, der Embryo ist also zwar etwas mehr gegliedert, als nach HOFMEISTER's Angabe zu erwarten war, aber doch noch unfertig. Übrigens habe ich nicht untersucht, wann seine Weiterentwicklung eintritt.

Von anderen Monokotylen seien genannt: Paris quadrifolia, deren Embryo GÄRTNER als kleinen ungegliederten Körper abbildet (der bei der Keimung sich normal entwickelt), Erythronium dens canis, von dem IRMISCH (IV, p. 17) einen kugeligen, am Wurzelende etwas zugespitzten Embryo angiebt, ferner die Amaryllidee Hymenocallis speciosa, von der A. BRAUN[2]) einen kugeligen Embryo von kaum $^1/_3$ mm Durchmesser beschreibt. Bei Crocus vernus fand ich vollständige Embryonen, die Kotyledonengrube enthält sogar die Anlage eines zweiten Blattes; Scilla sibirica hat einen Embryo, der etwas weiter fortgeschritten ist, als der oben von Gagea beschriebene, er hat eine tiefere Kotyledonarscheidengrube. Es finden sich eben, wie schon erwähnt, alle Übergänge von „vollständigen“ zu unvollständigen Embryonen, auch bei den ersteren wird ja übrigens vor der Keimung zunächst eine weitere Ausbildung der angelegten Organe eingeleitet.

Von Gymnospermen wäre hier zu erwähnen Ginkgo biloba und Gnetum. Bei Ginkgo findet die Befruchtung und dementsprechend die Embryobildung erst im abgefallenen „Samen“ statt, bei Gnetum Gnemon[3]) sind zu dieser Zeit zwar Embryoanlagen vorhanden, die sich aber erst später weiter entwickeln. — Ich führe diese beiden Fälle hier an, bemerke aber, daß ich sie für die folgende Erörterung außer acht lassen möchte, da eine

---

[1]) Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig 1849, p. 23.

[2]) Über Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne. (Arch. der Berl. Ak. der Wissensch. in Berlin, 1860, p. 172.

[3]) Vgl. LOTSY, Contributions to the life-history of the Genus Gnetum. Ann. des jard. bot. de Buitenzorg, 2. Ser., Vol. I, p. 46 ff. und die dort aufgeführte Litteratur.

Beziehung der Verzögerung der Embryobildung zu den Lebensverhältnissen nur in der Heimat der betreffenden Pflanzen aufgedeckt werden kann.

Es dürfte aus den oben angeführten Beispielen hervorgehen, daß das besprochene Verhalten des Embryos kein zufälliges sein kann. Über die Ursachen, welche es bedingen, wissen wir zunächst nichts. Es lassen sich verschiedene Vermutungen aufstellen. Die nächstliegende ist wohl, daß das Temperaturoptimum für die Embryoentwicklung höher liege, als das für die Endospermbildung, wobei dann zwischen beiden noch korrelative Beziehungen in Betracht kommen können. Man könnte an solche auch denken für das Verhältnis der Samenbildung zur Ablagerung von Reservestoffen in Knollen, Zwiebeln und Rhizomen der betreffenden Pflanzen, eine solche Beziehung ist zwischen Samenbildung und Reservestoffablagerung ja für einige Pflanzen festgestellt [1]). Aber da der Samen im Endosperm alle später für die vollständige Ausbildung der Embryo notwendigen Stoffe mit bekommt, so ist eine solche Beziehung wenig wahrscheinlich.

Es fragt sich ferner, ob diese Embryobildung biologisch einigermaßen verständlich ist oder nicht. Ich habe an anderem Orte [2]) betont, daß allerdings eine Beziehung zu äußeren Verhältnissen sich erkennen lasse. Es seien die meisten dieser Pflanzen „Frühlingspflanzen mit kurzer Entwicklungsperiode [3]), welche ihnen zur Zeit, wo noch wenig andere Pflanzen kräftig entwickelt sind, und im Walde die Belaubung der Bäume noch keine dichte ist, anderen Pflanzen gegenüber von Vorteil sein muß. Teleologisch betrachtet, ist es also für sie von Wert, auch die Zeit der Samenentwicklung abzukürzen. Sie geben dem Samen also zwar Endosperm mit, aber die sonst während einer längeren Zeitdauer an der Mutterpflanze erfolgende Weiterentwicklung findet hier im abgefallenen Samen statt“. . . .

Daß die langsame Entwicklung solcher Samen mit unvollständigen Embryonen bedingt, daß diese spät erst keimen, und zwar zu einer Zeit, die in die normale Entwicklungsperiode der Pflanze fällt [4]), also günstige Keimungsbedingungen darbietet, ist gleichfalls nicht außer acht zu lassen. Der Same von Eranthis z. B. keimt immer nur (günstige äußere Bedingungen vorausgesetzt) im Februar oder März, er muß nach seiner Aussaat erst während der „Samenreife“ das Entwicklungsstadium erreichen, das ihn zur Keimung befähigt. Ähnlich ist es bei den Anemonen: die mit vollständigen Embryonen ausgestatteten keimen nach wenigen Wochen, die mit unvollständigen erst im Frühjahr nach der Aussaat (vergl. oben).

Indes möchte ich den erstangeführten Gesichtspunkt für den wichtigeren halten. Denn einerseits können wir bei nicht wenigen Pflanzen beobachten, daß die Embryoentwicklung thatsächlich mehr Zeit beansprucht als die Endospermbildung, andererseits ist nicht abzusehen, welchen Schaden es einer Hepatica oder einem Leucojum bringen sollte, wenn seine (in diesem Falle mit vollständigen Embryonen ausgerüstete) Samen schon im Sommer nach ihrer Bildung keimen würden. Auch die Stylidien

---

[1]) Vergl. die p. 183 angeführte Litteratrr.

[2]) S. I, p. 118.

[3]) Diejenigen Frühlingspflanzen, welche im Sommer noch lange fortvegetieren (z. B. Chrysosplenium alternifolium, Symphytum bulbosum, Pulmonaria u. a.) und auch ihre Samen langsam ausbilden, haben, soweit meine Erfahrungen reichen, Samen mit vollständig ausgebildeten Embryonen.

[4]) Worauf auch schon HABERLANDT für Eranthis hinwies (Schutzeinrichtung der Keimpflanzen, Wien 1877, p. 50).

haben nur eine kurze Vegetationszeit vor der Trockenperiode und vielleicht werden sich bei anderen Pflanzen dieses und anderer (physiologisch) analoger Gebiete dieselben Verhältnisse auffinden lassen.

Embryo bis zur Keimung unvollständig. Hierher gehören eine Anzahl von Pflanzen, die, soweit ich sehen kann, biologisch nur das gemeinsam haben, daß sie kleine Samen besitzen. So Juncus glaucus (vielleicht auch andere Arten dieser Gattung[1]). An aus reifen Samen herausgedrückten Embryonen zeigte sich, daß die erreichte Entwicklungshöhe (namentlich betreffs der Wurzelanlage) nicht bei allen dieselbe war. Das Kotyledonarende läßt sich durch seine größeren Zellen und seine bedeutendere Dicke von dem unteren leicht unterscheiden, ein deutlich abgegrenzter Sproßvegetationspunkt war nicht wahrnehmbar, doch ist der Embryo, der hier schon seine gestreckte Gestalt zeigt, weiter fortgeschritten als der der meisten Orchideen. Er ist hier bei unseren einheimischen Formen ein eiförmiger Zellkörper, an welchen keine Gliederung in Kotyledon, Stammknospe und Wurzel eingetreten ist, auch die „Meristeme“ nur insofern vorhanden sind, als eine (wie es scheint, nicht immer scharf abgegrenzte) Dermatogenlage den Embryo überzieht. Dagegen hat Treub in Sobralia macrantha eine Orchidee aufgefunden, bei Kotyledon und Stammknospe im Embryo wenigstens andeutungsweise vorhanden sind. Die Anlage einer Hauptwurzel dagegen findet sich am Embryo nicht, und auch bei der Keimung tritt sie, wie oben (p. 440) erwähnt, nicht auf, es schwillt der untere Teil des Embryos (der nicht in hypokotyles Glied und Wurzel differenziert ist) knollig an, und befestigt sich in der Erde durch eine Vielzahl von Wurzelhaaren, während aus dem apikalen Teil der Kotyledon hervorgeht. Ganz ähnlich verhalten sich die untersuchten epiphytischen Orchideen und abweichende Angaben über Erdorchideenkeimung scheinen mir insofern nicht beweisend, als, wenn der apikale Kotyledon relativ klein, das untere Ende des Embryo dagegen groß und angeschwollen ist, leicht der Anschein entstehen kann, als entstände die Stammknospe terminal, wie das auch mehrfach angegeben ist. Offenbar ist also der Orchideenembryo als eine einfache Hemmungsbildung des gewöhnlichen monokotylen Embryo zu betrachten, dessen apikaler Teil sich weiterhin zum Kotyledon entwickelt.

Die Orchideen gehören meist zu den „Humusbewohnern“; auch dikotyle Saprophyten zeigen eine ähnliche Reduktion des Embryo, so die Pirolaceen, die saprophytisch lebende Gentianee Voyria u. a. Bei Monotropa ist der Embryo nur neunzellig[2]). Die Keimung der Samen dieser dikotylen Saprophyten ist nicht bekannt, sie erfolgt offenbar nur bei Gegenwart ganz besonderer Bedingungen, namentlich wahrscheinlich des Pilzes, den man in den Wurzeln der betreffenden Pflanzen als ständigen Symbionten findet. Die Kleinheit der Samen erlaubt deren eine größere Zahl mit demselben Materialaufwand zu bilden, und so wird die Wahrscheinlichkeit, daß einer der Samen in günstige Keimungsbedingungen gelangt, erhöht. Ganz Ähnliches treffen wir bei vielen Parasiten. Es ist mit dem Parasitismus eine Unvollständigkeit in der Ausbildung des Embryo nicht notwendig verbunden, denn die parasitisch lebende, aber chlorophyllreiche Mistel entwickelt einen großen und wohl ausgebildeten Embryo. Ebenso die chlorophyllose Lathraea. — Auch bei der schmarotzenden Cuscuta ist der Embryo

---

[1]) Analog verhält sich ferner Cladium Mariscus, vergl. Didrichsen, Om Cyperaceens, Kim II (Botanisk tidskrift, Bind 21, 1897—98), auch Schoenus nigricans hat einen ähnlichen Embryo.

[2]) Vergl. Koch, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 8.

noch ziemlich groß und lang, allein die Hauptwurzel ist unvollständig ausgebildet, es fehlt gewissermaßen ein Stück der Wurzelspitze samt der Wurzelhaube, die Wurzel erscheint nach unten hin nicht abgeschlossen. Sie bedarf einer höheren Ausbildung nicht, da sie bei der Keimung nur kurze Zeit in Funktion ist, so lange nämlich, bis es der Keimpflanze gelungen ist, eine Pflanze zu erreichen, auf welcher sie mittels ihrer Sauganorgane (Haustorien) sich befestigt, dann stirbt die Wurzel und der ganze unterer Teil der Keimpflanze ab und dieselbe lebt auf ihrem Wirte, ohne mit dem Boden in Berührung zu stehen.

Noch weniger ausgebildet ist der Embryo von Orobanche[1]). Der Embryo wird ganz wie ein gewöhnlicher dikotyler Keimling angelegt, bleibt aber auf einer frühen Stufe stehen und repräsentiert im reifen Samen nur einen ungegliederten Zellkörper. Ähnlich bei anderen Parasiten, Balanophoren und Rafflesiaceen.

Von nicht saprophytisch lebenden Pflanzen seien noch die Utricularien erwähnt. Der Zusammenhang der Embryogliederung mit den Lebensverhältnissen ist noch unbekannt. Wir wissen nur, daß die Ausrüstung des Embryo im reifen Samen eine auffallend verschiedene bei den verschiedenen Arten ist: Utricul. reniformis[2]) und Humboldti sind schon innerhalb des Samens mit grünen Blattorganen ausgerüstet, die Embryonen scheinen keine Ruheperiode im Samen durchzumachen, sondern sich den unten zu erwähnenden viviparen Pflanzen zu nähern. Das andere Extrem zeigt z. B. Utr. montana, deren Embryo innerhalb des Samens noch keine Blattanlagen hat. Wieder andere zeigen solche in Gestalt sehr kleiner, bei der Keimung sich weiterentwickelnder Höcker (vergl. z. B. Utr. orbiculata, S. II, p. 146, Fig. 47), welche den übrigen Dikotylen darin gleicht, daß hier zwei Höcker am Embryo vorhanden sind, während namentlich die Wasser-Utricularien deren eine größere Zahl aufweisen, die Utricularien nehmen somit auch in Bezug auf die Ausstattung ihrer Embryonen eine sonderbare Ausnahmestellung unter den Dikotylen ein, namentlich da hier die „Kotyledonen“ (wenn man von solchen überhaupt sprechen will) sich von den Primärblättern höchstens durch ihre Stellung unterscheiden.

2) Embryonen „viviparer“ Pflanzen[3]). Daß die Gliederung, welche der Embryo innerhalb des Samens erreicht, mit den äußeren Lebensbedingungen in enger Beziehung steht, zeigt sich namentlich bei den Pflanzen, die man als „vivipar“ bezeichnet hat. Streng genommen sind darunter nur solche zu verstehen, bei denen der Embryo, ohne eine Ruheperiode durchzumachen, schon solange die Frucht noch an der Mutterpflanze ist, keimt. Dies ist der Fall bei den „Mangrove“-Pflanzen, speciell den Arten der Gattung Rhizophora, Bruguiera, Ceriops. Der Embryo dieser Rhizophoreen ist ausgezeichnet durch die starke Entwicklung seines keulen- oder stockförmig, bei manchen an der Mutterpflanze über $^1/_2$ m Länge erreichenden hypokotylen Gliedes. Die Kotyledonen dienen nur als Saugorgane, welche dem Embryo die von der Mutterpflanze gelieferten Baustoffe zuführen. Der Embryo gewinnt durch seine Gestalt die Fähigkeit, sich in dem schlammigen Substrat rascher

---

[1]) Koch, Über die Entwicklung des Samens von Orobanche. Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. 11.

[2]) S. II, p. 142.

[3]) Vgl. S. I, p. 113 ff., wo die ältere Litteratur angeführt ist. Eingehende neuere Untersuchungen bei Karsten, Die Mangrovevegetation des malayischen Archipels. Biblioth. botanica, Heft 22.

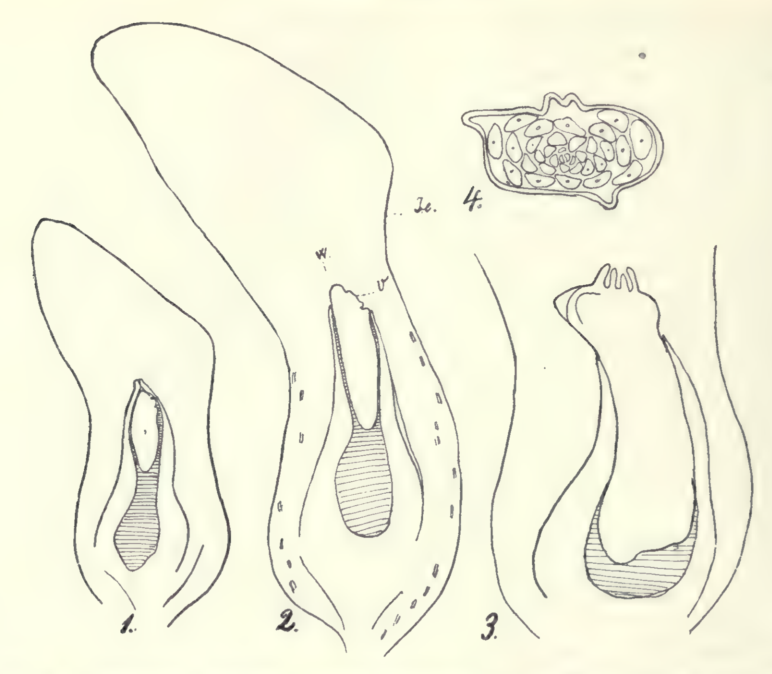


Fig. 306 *A*. Cryptocoryne ciliata. Samenentwicklung. *1* Längsschnitt durch eine Samenanlage mit Embryo. Das äußere Integument ist schon zu einem schwammigen Körper herangewachsen, der Embryo noch im Embryosack (Endosperm schraffiert). *2* Längsschnitt durch eine ältere Samenanlage. Der Embryo ist mit seinem Wurzelende (*w*) und dem Sproß-Vegetationspunkt (*v*) aus dem inneren Integument herausgetreten. *3* Etwas älterer Embryo im Längsschnitt. *4* Querschnitt durch einen Samen. Der Embryo hat zahlreiche Blätter.

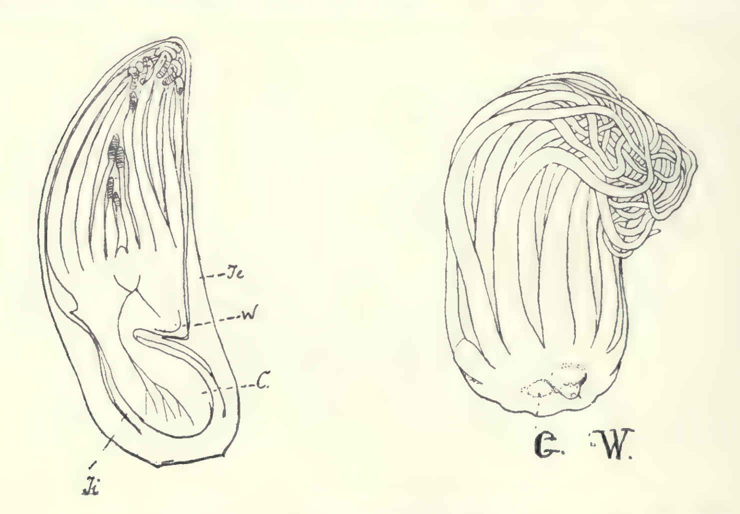


Fig. 306 *B*. Cryptocoryne ciliata. Links Längsschnitt durch einen (noch nicht ganz reifen) Samen. Der Embryo steckt mit dem Kotyledon im Embryosack, die Hauptwurzel *W* und die umfangreiche Stammknospe haben sich außerhalb desselben weiterentwickelt. *Je* äußeres Integument. Rechts älterer Embryo, der sich vom Kotyledon losgelöst hat. *C* Ansatzstelle des Kotyledon. *W* Wurzel.

befestigen zu können, als wenn er in demselben erst heranwachsen müßte, und dies ist, wie KARSTEN (a. a. O., p. 38) mit Recht hervorhebt, für Pflanzen mit verhältnismäßig langsamer Entwicklung besonders wichtig; Samen von Pflanzen, die durch rasche Entwicklung ausgezeichnet sind, wie z. B. die von Sonneratia acida, zeigen die Viviparie nicht, die rasche Entwicklung wird durch reichliche Ablagerung von Reservestoffen begünstigt[1]). Der Keimling der Mangroven fällt mit der Wurzelspitze nach unten in den Schlamm[2]) und bewurzelt sich hier sehr rasch (wobei dem Standort entsprechend das Wurzelsystem sich flach ausbreitet und eine Hauptwurzel nicht zur Ausbildung gelangt).

Avicennia bildet insofern den Übergang zu den „viviparen" Pflanzen, bei denen die Fruchtwand nicht an der Mutterpflanze durchbohrt wird, als bei ihr die Keimlinge bald von der Fruchtschale umhüllt, bald ohne sie sich loslösen; sie haben an ihrem Hypokotyl steife, nach oben gekrümmte Haare, welche zur ersten Befestigung im Schlamme dienen. Die Embryonen von Aegiceras wachsen innerhalb der hornartig gekrümmten Frucht aus der Samenanlage heraus und füllen den Innenraum der Frucht namentlich durch ihr langes Hypokotyl aus (Abbildungen S. I, Taf. V und bei KARSTEN a. a. O.).

Auch bei Monokotylen finden sich ganz analoge Erscheinungen. So (abgesehen von Crinum) bei Cryptocoryne[3]). Die Samenanlagen dieser Aroidee haben zwei Integumente, von denen das äußere nach der Befruchtung zu einem schwammigen Gewebekörper heranwächst (Fig. 305 *1*, *2*); in diesem findet die Weiterentwicklung des Embryo statt. Dieser tritt nämlich mit seinem unteren Teile (d. h. Stammknospe, Hypokotyl und Wurzel) aus dem inneren Integument heraus, nur der Kotyledon bleibt als Saugorgan im Endosperm stecken (Fig. 306 *B*). Die Stammknospe wächst mächtig heran, sie erzeugt zahlreiche Blätter und ist nur von einer äußerst dünnen Samenschale umgeben. Sie löst sich vom Kotyledon leicht ab (Fig. 306 *B*, rechts) und ist nun zu rascher Weiterentwicklung ausgerüstet.

Die Viviparie in ihren verschiedenen Formen ist, wie ich früher darzulegen versucht habe, nur eine besonders ausgebildete Form des bei Bewohnern feuchter Standorte weitverbreiteten Verhaltens, daß die Keime ohne Ruheperiode sich weiterentwickeln. Wir haben bei den Lebermoosen, deren Sporen schon innerhalb der Sporangien keimen (p. 329) und bei den zwei analog sich verhaltenden Laubmoosen (p. 346) darauf hingewiesen. Auch bei Farnen, die ständig feuchte Standorte bewohnen, sehen wir die Sporen auf sofortige Keimung eingerichtet und teilweise, wie bei den Hymenophylleen, die ersten Keimungsstadien innerhalb der Sporangien zurücklegen, während die Sporen von Bewohnern trockener Standorte auf eine Ruheperiode eingerichtet sind. Die Ernährung des Embryos der viviparen Pflanzen von seiten der Mutterpflanze wird offenbar durch das ständige Vorhandensein von Wasser erleichtert. Die eigenartige Form, welche das Hypokotyl der Rhizophoreen besitzt, die Verankerungseinrichtung der Avicennien u. a. aber sind besondere Anpassungen an den Standort, der, wie wir sahen, vor allem eine rasche Befestigung im Substrate erfordert.

---

[1]) S. I, p. 139.

[2]) Manche gelangen auch in das Wasser, durch welches sie weitergeschwemmt werden, auch von diesen kommen einige später meist zur Weiterentwicklung.

[3]) Vgl. GOEBEL, Cryptocoryne, eine „lebendig gebärende" Aroidee. Flora, Bd. 83, 1897, p. 426.

β) Umgestaltung des Embryos durch Ablagerung von Reservestoffen. Charakteristische Veränderung erfährt der Embryo, wenn in ihm während der Samenruhe größere Mengen von Reservestoffen abgelagert sind. Meist geschieht dies bei den Dikotylen in den Kotyledonen; allbekannt ist ja die mächtige Entwicklung derselben (im Verhältnis zur Ausbildung von Sproß und Wurzel) bei Papilionaceen, Cupuliferen u. a. Gewöhnlich werden beide Kotyledonen gleichmäßig zur Ablagerung benutzt, bei Trapa (Abbildungen S. II, Taf. XXIV) ist es nur einer, der mächtig anschwillt, während der andere klein bleibt. Es ist von Interesse, daß sich diese Verschiedenheit auch in der Anlegung der beiden Kotyledonen ausspricht[1]). Der eine größere entsteht terminal am Embryo, der kleinere an der Stammknospe seitlich und an ihr der kleinere. Wie früher (S. II, p. 374) erwähnt, kann ich darin nur den Ausdruck der Thatsache sehen, daß ein Organ, das früher gebraucht wird, auch früher angelegt wird (und in diesem Falle auch in anderer Stellung) als ein rudimentär bleibendes.

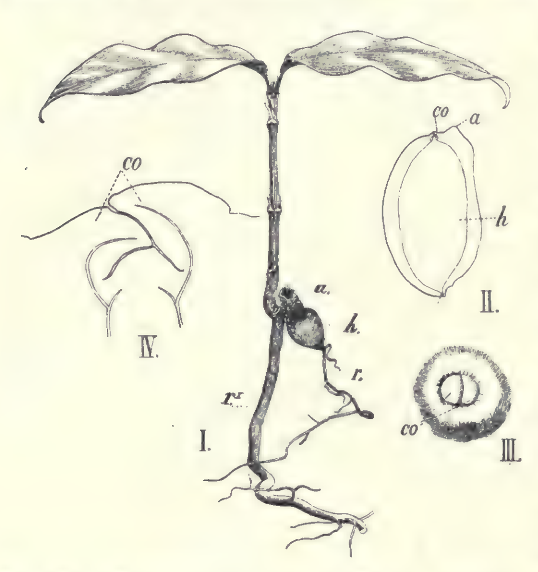


Fig. 307. Xanthochymus pictorius Roxb. *I* Keimpflanze (auf $^1/_3$ der nat. Gr. verkleinert). Oben der Keimsproß, welcher nach einigen Niederblattpaaren 2 Laubblätter gebildet hat. *h* knollenförmig verdicktes hypokotyles Glied, *a* Auswuchs desselben, *r* Hauptwurzel, r^1 „Adventiv"-Wurzel. *II* Embryo aus einem reifen Samen im Längsschnitt ($^2/_3$ nat. Gr.). *co* Kotyledonen. Diese sind besser sichtbar in der (stärker vergr.) Oberansicht in *III* sowie dem noch stärker vergr. (nicht ganz medianen) Längsschnitt durch den oberen Teil des Embryo in *IV*.

Bei manchen Dikotylen wird das hypokotyle Glied zur Ablagerung von Reservestoffen benutzt; in diesem Falle pflegen dann die Kotyledonen nur wenig entwickelt zu sein, so daß sie in einzelnen Fällen sogar als fehlend betrachtet wurden. Einige Beispiele seien angeführt, wobei wir die an anderer Stelle besprochene Gestaltung der Embryonen mancher Utricularia-Arten, die wir auch hier anschließen könnten, übergehen.

Guttiferen. In Fig. 307 ist die Embryogestaltung und Keimung von Xanthochymus pictorius Roxb. abgebildet [2]). Wie der Längsschnitt (Fig. 307 *II*) zeigt, sind die beiden Kotyledonen sehr klein, sie treten aber namentlich in der Flächenansicht (Fig. 307 *III*) deutlich hervor, befinden sich aber nicht genau an der Spitze des Embryos, sondern sind durch einen Auswuchs des hypokotylen Gliedes [3]) (*a* Fig. 307 *II*), der bei der Kei-

[1]) Vgl. GIBELLI e FERRERO, Ricerche di anatomia e morfologia intorno allo sviluppo del ovolo e seme della Trapa natans. Malpighia V, 1891.

[2]) Nach eigenen Beobachtungen; vgl. PLANCHON et TRIANA, Mémoire sur la famille des Guttiferès. Ann. des sc. nat., Série 4, T. 16, wo auch die ältere Litteratur angeführt ist.

[3]) Dies tritt noch auffallender auf bei Lecythideen. Vgl. die Abbildung des Keimlings von Eschweilera obtecta von MIERS, wiedergegeben von NIEDENZU (l. c.), wo die Sproßachse scheinbar seitlich aus der Mitte des hypokotylen Gliedes entspringt.

mung über den Boden tritt und ergrünt, später aber vertrocknet, zur Seite gedrängt. Die Wurzelanlage ist nur klein, sie entwickelt sich bei der Keimung weiter; die Hauptwurzel wird in ihrer Entwicklung bald überflügelt durch eine an der Basis des Keimsprosses gebildete „Adventiv"-Wurzel, welche sich in die Verlängerung des Keimsprosses stellt und offenbar dem bleibenden Wurzelsystem den Ursprung giebt; es wird so eine direktere und einfachere Verbindung des Sprosses mit dem Boden hergestellt, als wenn die Leitungsbahnen dauernd durch das (als Reservestoffbehälter dienende und später ausgeschaltete) hypokotyle Glied gehen würden.

Lecythideen. Hier finden sich denen mancher Guttiferen einigermaßen analoge Verhältnisse. Genau untersucht wurde die Embryobildung von Barringtonia Vriesei durch Treub [1]). Der Unterschied gegenüber Xanthochymus besteht hauptsächlich darin, daß nicht nur das hypokotyle Glied fleischig verdickt ist, sondern auch die Fortsetzung desselben nach oben, die sich aber bei der Keimung streckt. Dieser Teil der Sproßachse trägt einige unregelmäßig gestellte Schuppen [2]), deren 2 unterste einander nicht gegenüberstehen, so daß man sie kaum als Kotyledonen bezeichnen kann: sie sind weder durch ihre Stellung noch sonst vor den übrigen Schuppen ausgezeichnet; die Hauptwurzel kommt hier nach den Angaben von Treub nicht zur Entwicklung. Auch hier erfolgt wie bei den Xanthochymus die Ablagerung der Reservestoffe in dem stark angeschwollenen centralen Teil der embryonalen Sproßachse.

Der Embryo von Bertholletia excelsa wird in der neuesten Bearbeitung [3]) der Lecythideen als „ungegliedert" bezeichnet, was wohl dasselbe bedeuten soll, wie die Beschreibung desjenigen von Lecythis, von welchem angegeben wird, er bestehe nur aus dem „Stämmchen", d. h. also er sei ein blattloser Körper (dessen Vegetationspunkt sich erst später zur Sproßachse verlängert). Die Untersuchung des Embryos ergab aber, daß er Blattanlagen besitzt, welche den Vegetationspunkt bedecken. Allerdings sind sie recht klein und deshalb bisher nicht beobachtet worden, aber auf dem Längsschnitt sind sie deutlich wahrnehmbar (Fig. 308) [4]). Es sind zwei kleine Schuppen (*Cot* Fig. 308 *I*), welche den Vegetationspunkt des Embryos dicht bedecken, ob sie einander genau gegenüberstehen, wurde nicht ermittelt. Weitere Blattanlagen (wenn man von kleinen, am Vegetationspunkt wahrnehmbaren Höckern absieht), wurden nicht gefunden. Das massige hypokotyle Glied speichert auch hier die Reservestoffe im „Mark", welches durch aus kleinen, langgestreckten Zellen bestehendes Gewebe (in welchem sich später jedenfalls Leitbündel differenzieren), von der Rinde getrennt ist (in der Figur durch die dem Umfang gleichsinnig verlaufenden Striche angedeutet). Die Wurzelanlage (*W*) ist nur sehr wenig ausgebildet, aber an der Zellanordnung kenntlich, Abbildungen nach zu urteilen, entwickelt sie sich bei der Keimung zur Hauptwurzel weiter.

Es besteht bei den erwähnten Embryonen offenbar eine Beziehung (Korrelation) zwischen der geringen Entwicklung der Kotyledonen und der massigen Ausbildung der hypokotylen Sproßachse, eine Beziehung,

---

[1]) Notes sur l'embryon etc. Ann. des jard. bot. de Buitenzorg, Vol. 4, p. 101 ff.

[2]) Diese können nach gelegentlichen Beobachtungen an einer anderen Barringtonia Achselsprosse entwickeln, wenn das Ende des Keimlings beschädigt wurde.

[3]) Niedenzu, in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien III, 7.

[4]) Der Embryo liegt in einem dünnen, meist nur aus zwei Zelllagen gebildeten Endosperm.

die auch bei manchen Kakteen hervortritt (vgl. S. I), deren Hypokotyl namentlich als Wasserspeicher ausgebildet ist.

Bei Monokotylen ist die Ablagerung von Reservestoffen bei denjenigen Formen ausgeprägt, die einen „großfüßigen Embryo“ (Embryo macropus) haben, dahin gehören namentlich die Potamogetonaceen, unter

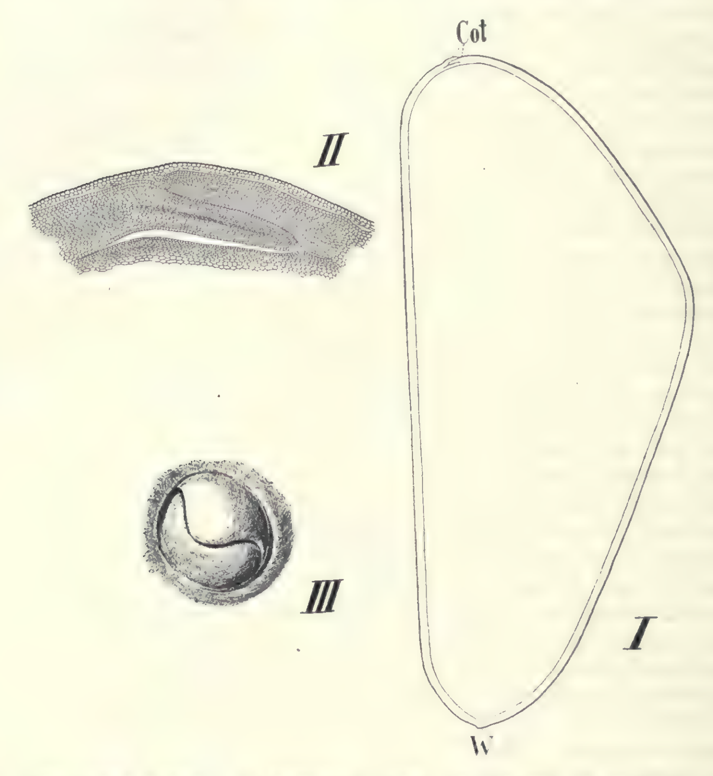


Fig. 308. Bertholletia excelsa. *I* Längsschnitt durch den Embryo, schwach ($3^1/_3$mal) vergr. *Cot* Cotyledonen, *W* Wurzelende. *II* der apikale Teil eines Embryos, im Längsschnitt stärker vergr.; man sieht, daß die Kotyledonen noch von einer dünnen Endospermschicht überlagert sind. *III* Kotyledonen von oben (schwächer vergr. als *II*); der eine Kotyledon deckt den anderen.

denen z. B. Zanichellia ein verdicktes hypokotyles Glied zeigt, an dessen Ende gewöhnlich die Anlage der Hauptwurzel sich befindet. Fig. 309 stellt einen anderen Fall dar, den Embryo einer Posidonia, deren Früchte ich am Strande von Westaustralien massenhaft angeschwemmt fand. Das untere Ende des mächtig angeschwollenen Hypokotyls entwickelt hier keine Wurzel, eine solche (*W* Fig. 309) findet sich seitlich an der Kotyledonarbasis. Man wird zunächst geneigt sein, sie als eine Adventivwurzel zu betrachten, während die Hauptwurzel fehlgeschlagen war, viel wahrscheinlicher aber ist es, daß, die letztere, durch eine seitliche Wucherung des Hypokotyles verschoben ist, also die Hauptwurzel darstellt, dafür spricht die von Bornet untersuchte Entwicklungsgeschichte des Embryos von Phucagrostis, und das unten anzuführende Verhalten von Zostera.

Dieselbe Frage, wie bei Posidonia, kehrt wieder bei Ruppia[1], wo nach WILLE die Anlage der Hauptwurzel am unteren Ende des Hypokotyls nur durch wenige Zellteilungen angedeutet sein soll, während am Grunde der Kotyledonarscheide frühzeitig eine Seitenwurzel angelegt wird, die ASCHERSON[2] wohl mit Recht für die zur Seite gedrängte Hauptwurzel hält. Daß seitliche Auswüchse des hypokotylen Gliedes[3] in der That bei makropoden Embryonen vorkommen, zeigt in merkwürdiger Ausbildung die Gattung Zostera. Hier entspringt der sich bei der

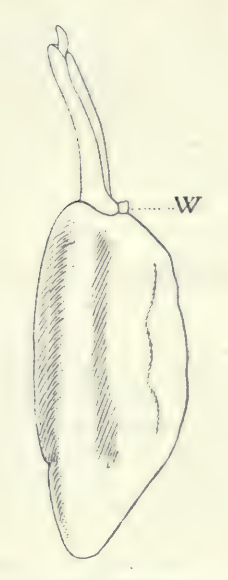


Fig. 309.
Embryo von Posidonia sp., ca. 3mal vergrößert.

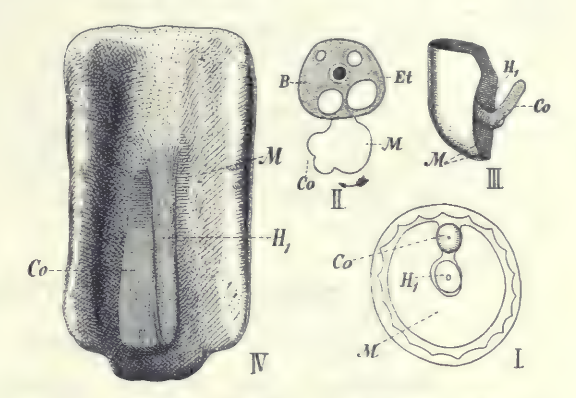


Fig. 310. Zostera marina. *I* Querschnitt durch die Frucht (schwach vergr.), *Co* quer getroffener Kotyledon, *H* Querschnitt durch das hypokotyle Glied, *M* durch den mantelförmigen Auswuchs desselben. *II* Junger Embryo im optischen Längsschnitt, *Et* blasenförmiger (aus einer Zelle bestehender) Embryoträger, *Co* Cotyledon, *M* Auswuchs des hypokotylen Gliedes. Der Pfeil bezeichnet die Richtung, in welcher die Spitze des Embryos verschoben erscheint. *III* Älterer, aber noch nicht fertiger Embryo, ebenso stark vergrößert wie der von der Fläche gesehene Embryo *IV*, dessen Mantel durch Quellung sich flacher ausgebreitet hat als im Samen.

Keimung weiter entwickelnde Teil des Embryos scheinbar aus einem schildförmigen Körper, welcher in der Frucht gefaltet ist und den oberen Teil des Embryos einschließt, vgl. den Querschnitt Fig. 310 *I*. Dieser macht eine starke S-förmige Krümmung, deren unterer Schenkel vom Kotyledon (*Co*) gebildet wird, der obere (dem schildförmigen Teile anliegend) stellt den oberen Teil des Hypokotyles dar (*H* Fig. 310 *I*). Dessen unterer Teil hat den erwähnten schildförmigen Auswuchs gebildet, in welchem die Reservestoffe abgelagert sind. Wie mir gelegentliche Beobachtungen zeigten, findet beim Embryo sehr frühzeitig durch die Entwicklung des Auswuchses am hypokotylen Glied eine Drehung statt, ähnlich wie dies oben bei Lycopodium u. a. erwähnt wurde. In Fig. 310 *II* ist durch den Auswuchs *M* eine Drehung der Spitze des Embryos um etwa 90° erfolgt und der Kotyledon scheinbar nicht mehr terminal. HOFMEISTER, welcher zuerst die Entwicklungsgeschichie des Zostera-Embryos untersuchte[4],

---

[1]) Vgl. WILLE, Om kimens udviklingshistorie hos Ruppia rostellata og Zannichellia palustris. Vidensk. Meddel. fra der naturh. For. Kopenhagen 1882.

[2]) ENGLER-PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien II, 1, p. 199.

[3]) Auch bei Dikotylen finden sie sich nach dem oben (p. 462) Erwähnten.

[4]) HOFMEISTER, Die Entwicklungsgeschichte von Zostera. Bot. Zeit. 1852.

deutete den Embryo wesentlich anders: was wir als schildförmigen Auswuchs des Hypokotyles bezeichneten, faßte er als „Achse erster Ordnung“ des Embryo auf. Darin wird ihm wohl kaum mehr jemand folgen, es wäre aber wünschenswert, daß einer der modernen Mikrotom-Schneider die Entwicklungsgeschichte des Zostera-Embryos genau verfolgen würde. In seiner Fig. 28 ist wahrscheinlich die Krümmung der Embryonalachse schon erfolgt.

Die angeführten Beispiele werden genügen, um zu zeigen, in wie tiefgreifender Weise bei verschiedenen Pflanzen schon der Embryo durch die Ablagerung von Reservestoffen in seiner Gestaltung beeinflußt werden kann. Prinzipiell liegt nichts anderes vor, als was bei vielen Sprossen im späteren Lebensalter eintritt: die Ablagerung von Reservestoffen in den Kotyledonen entspricht der Zwiebel, die im Hypokotyl der Knollenbildung. Auch die Thatsache, daß die Reservestoffe in einem seitlichen Auswuchs des Hypokotyls abgelagert werden (welche oben für einige Monokotylen geschildert wurde), findet ihr Gegenstück bei manchen Sproßachsen.

II. Einzeldarstellung der Vegetationsorgane.

1. Die Wurzel.

§ 1. **Einleitung.** Als „Wurzel“ bezeichnete man ursprünglich alle unterirdischen Teile höherer Pflanzen. Eine genauere Betrachtung zeigte aber sofort, daß unter diesem Sammelnamen Organe verschiedenen Baues und verschiedener Funktion zusammengeworfen waren. Als Funktion der „typischen“ Wurzeln — d. h. derjenigen, welche am gewöhnlichsten sind, weil sie den am meisten verbreiteten Lebensbedingungen entsprechen — können wir die als Nähr- und als Haftorgane dienenden Erdwurzeln bezeichnen. Organe analoger Funktion (mit Überwiegen der Bedeutung als Haftorgane) kommen auch bei niederen Pflanzen vor (vergl. z. B. p. 33 Fig. 14 und das über die Moose und Lebermoose Angeführte); sie sind aber von wesentlich einfacherer Gestaltung, eine Verschiedenheit, die verständlich wird, wenn wir bedenken, daß erst die Gefäßpflanzen als die typischen Landpflanzen von bedeutenderen Größenverhältnissen auftreten, bei denen demzufolge auch an die unterirdischen Organe ganz andere Anforderungen herantreten als etwa an die Rhizoïden eines Laubmooses, welche zur Unterhaltung eines eigentlichen „Transpirationsstromes“ nicht geeignet sind und über die Gestalt verzweigter Zellfäden sich nicht erheben (vergl. die Rhizoïdenstränge bei Polytrichum u. a.). Auch bei den Gefäßpflanzen aber können die genannten Funktionen anderen Organen als den Wurzeln übertragen sein (p. 444) und vielfach finden wir dann die letzteren überhaupt nicht ausgebildet. Einige dieser Fälle mögen hier zunächst angeführt sein.

1) Pteridophyten.

Farne. Bei einer Anzahl kleiner epiphytischer Hymenophyllaceen (von denen wir aber die Embryoentwicklung noch nicht kennen) sind Wurzeln nicht aufzufinden. Es sind dies Formen, die sich fast alle durch ihre geringe Größe auszeichnen, die in Fig. 311 abgebildete Art (rechts in natürlicher Größe) bleibt hinter vielen Moosen bedeutend zurück, die Leistungen, welche ihr Vegetationskörper auszuführen hat, sind dementsprechend auch keine beträchtlichen. Die Wasseraufnahme findet durch

die einschichtigen Blätter statt, als Haftorgane genügen die „Haarwurzeln" (einzellige Schläuche), welche an den Sproßachsen, vielfach auch an den Blättern sich finden. Wo die Blätter wurzelloser Formen eine verhältnismäßig bedeutende Größe erreichen (wie bei Tr. Hildebrandti, vergl. die Abbildungen bei GIESENHAGEN, Flora, 73. Bd., 1890, Taf. XIV), sind besondere Einrichtungen vorhanden (hier das Anliegen der Blätter am Substrat), welche die Wurzelbildung auch hier als entbehrlich erscheinen lassen. Manche Formen, z. B. Trich. membranaceum, haben auch statt der Wurzeln blattlose Sprosse entwickelt, welche die Funktion der Wurzeln versehen. METTENIUS[1]) giebt eine Liste der von ihm wurzellos befundenen Trichomanes-Arten, auf welche hier verwiesen sei. Wahrscheinlich giebt es übrigens wurzellose Formen auch unter den kleinen Hymenophyllum-Arten. Denn es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß wir es nicht mit ursprünglich, sondern mit durch Rückbildung wurzellosen Pflanzen zu thun haben, dies geht deutlich hervor aus einem Vergleich des Verhaltens einer Anzahl von Arten. Die größeren erdbewohnenden Trichomanes-Arten haben ein wohlentwickeltes Wurzelsystem, einige epiphytisch (im Moose der Baumstämme etc.) lebende haben verhältnismäßig wenig Wurzeln; METTENIUS führt an, daß er bei Trich. pedicellatum, Ankersii, muscoïdes unter Hunderten von Exemplaren nur ein einziges Mal eine Adventivwurzel gefunden habe. Ob die Keimpflanze der wurzellosen Trichomanes-Arten eine Wurzel besitzt, wissen wir, wie erwähnt, nicht. Die einzelnen Arten verhalten sich vielleicht in dieser Beziehung verschieden. Bei der sofort zu erwähnenden Salvinia unterbleibt die Anlage der Wurzel schon am Embryo. Salvinia ist in allen untersuchten Arten wurzellos, was man längere Zeit bei diesen schwimmenden Wasserpflanzen für Wurzeln hielt, sind eigentümlich geformte, in das Wasser tauchende Blätter, die im Gegensatz zu den ganzrandigen Schwimmblättern in zahlreiche Zipfel zerteilt sind.

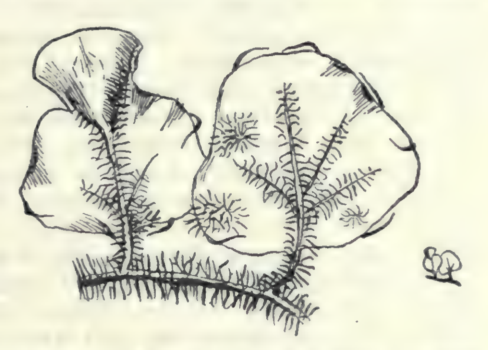


Fig. 311. Trichomanes Goebelianum, GIESENHAGEN (nach G.), rechts in nat. Gr., links vergr. Die Pflanzen sind wurzellos, zur Befestigung dienen Rhizoïden (einzellige Haarwurzeln), welche am Stämmchen, aus den Blattnerven, teilweise auch aus der Blattfläche entspringen.

Unter den Lycopodinen sind Psilotum und Tmesipteris wurzellos: die Funktion der Wurzeln wird versehen durch blattlose Rhizome. Bei beiden Gattungen ist die Oberflächenentwicklung und offenbar auch die Transpirationsgröße der Sprosse eine verhältnismäßig geringe; bei Tmesipteris, welche die größten Blätter besitzt, sind diese vertikal gestellt.

2) Bei den Samenpflanzen haben wir oben schon Beispiele wurzelloser Formen unter den Lentibularieen kennen gelernt. Es zeigte sich, daß die Gattungen Genlisea, Polypompholyx und Utricularia vollständig wurzellos sind, die Stelle der Wurzeln wird bei den Landformen vertreten durch eigentümlich umgeformte Blattorgane, bei den unterge-

[1]) METTENIUS, Über die Hymenophyllaceen, Abh. der math.-physik. Kl. der Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch., Bd. VII.

taucht lebenden, frei schwimmenden Wasserformen ist das Fehlen der Wurzeln ohnedies verständlich, da hier die Aufnahme gelöster Substanzen durch die ganze Körperoberfläche stattfindet und die Funktion des Haftorganes wegfällt. Demgemäß zeigen auch andere unter denselben Verhältnissen lebende Wasserpflanzen Wurzellosigkeit, nämlich Ceratophyllum und Aldrovandia[1]), ebenso die gleichfalls untergetaucht lebende Lemnacee Wolffia Welwitschii[2]). Daß auch unter den auf dem Wasserspiegel schwimmenden Wolffien einige sehr kleine, wie W. arrhiza, wurzellos sind, ist leicht verständlich.

Merkwürdigerweise sind auch bei einigen festsitzenden Wasserpflanzen die Wurzeln verschwunden. So bei einigen (durchaus nicht allen) Podostemaceen[3]), darunter solchen von beträchtlicher Größe, wie Rhyncholacis macrocarpa. Hier ist die Verkümmerung der Wurzeln dadurch ermöglicht, daß andere Haftorgane, die oben (p. 432) erwähnten Hapteren, gebildet worden sind, wo bei hapterenbesitzenden Podostemaceen auch Wurzeln vorhanden sind, sind dieselben teilweise anderen als ihrer „typischen" Aufgabe dienstbar gemacht, z. B. der ungeschlechtlichen Vermehrung, andere werden unten zu erwähnen sein. Ferner sind wurzellos zwei saprophytisch lebende Orchideen, Coralliorhiza innata und Epipogon Gmelini, die Wasseraufnahme durch die Rhizomsprosse genügt bei diesen nur mit Schuppenblättern versehenen Pflanzen. Die in Verbindung mit der saprophytischen Lebensweise erfolgte Rückbildung der assimilierenden und transpirierenden Blattoberfläche hat hier also die Rückbildung der Wurzeln ermöglicht. Auch unter den Epiphyten finden sich Beispiele: Tillandsia muscoïdes, bei welcher die Aufnahme von Wasser (und damit gelösten Stoffen) durch die Sproßoberfläche erfolgt und die dadurch, daß sie an ihrer Basis einen Baumast umwindet, den nötigen Halt erhält, ist wurzellos, bei der Keimung tritt Wurzelbildung hier noch auf, erlischt aber sehr bald.

§ 2. Charakteristik der Wurzel.

Die organographische Betrachtung einer typischen Erdwurzel ergiebt 4 Regionen derselben:

1) Die Spitze, d. h. der von der Wurzelhaube bedeckte Vegetationspunkt, 2) die auffallend kurze wachsende Region, 3) die von den Wurzelhaaren bedeckte, 4) die, in welcher die Wurzelhaare, die nur eine kurze Lebensdauer haben, schon abgestorben sind. Dies gilt für die einzelnen, annähernd cylindrischen Wurzelfäden, die Ausbildung des Wurzelsystems wird unten zu betrachten sein. Zunächst seien die einzelnen, soeben genannten Merkmale einer Besprechung unterzogen:

1) Wurzelhaube. Die biologische Bedeutung der Wurzelhaube bedarf keiner näheren Erörterung, jedermann weiß, daß sie einerseits das zarte Gewebe des Wurzelvegetationspunktes beim Vordringen im Boden zu schützen hat, anderseits durch die Verschleimung ihrer äußeren Zellmembranen das Eindringen erleichtert[4]). Ebenso ist klar, daß der Besitz der Wurzelhaube das Korrelat zur Blattlosigkeit der Wurzel bildet,

---

[1]) Die in den Büchern immer wiederkehrende Angabe, daß auch Myriophyllum wurzellos sei, ist irrig. Die austreibenden Winterknospen bilden lange Wurzeln.

[2]) S. II, p. 277.

[3]) Vgl. die S. II, p. 330 ff. gegebene Darstellung und die dort angeführten Arbeiten WARMING's.

[4]) Betreffs der sonstigen Bedeutung der Schleimbildung vgl. S. II.

unterirdische Sprosse schützen ihren Vegetationspunkt fast ausnahmslos durch Niederblätter, die als Bohrorgane oft in ausgezeichneter Weise entwickelt sind (Equisetum, Triticum repens), wo dies nicht der Fall ist (Rhizomsprosse von Psilotum, Tmesipteris), handelt es sich um besondere Lebensbedingungen: die betreffenden Pflanzen sind Epiphyten, deren Rhizome nicht in festem Boden, sondern zwischen den „Luftwurzeln" der Baumfarne oder in lockeren, mulmigen Humusmassen halbsaprophytisch leben [1]). Es ist charakteristisch, daß in den zwei einzigen bekannten Fällen, wo auch die Vegetationspunkte von Sproßanlagen mit einer als Bohr- und Schutzorgan dienenden Kappe von Gewebe — die wir ihrer Funktion nach mit einer Wurzelhaube vergleichen können — versehen sind, dies geschieht vor dem Auftreten der Blätter. STRASBURGER hat gezeigt, daß bei Ceptolotaxus Fortunei und Araucaria brasiliensis der Scheitel der Embryoanlage nicht zum Vegetationspunkte des Embryos wird, der letztere bildet sich vielmehr im Innern der Keimanlage, während der nur als Bohr- und Schutzorgan dienende ursprüngliche Scheitel abgeworfen wird. Fälle, welche diejenigen anführen könnten, welche aus blattlosen Sproßachsen, mit Wurzelhauben versehene, hervorgehen lassen wollen, womit aber die anatomischen Differenzen beider noch nicht erklärt wären. Die Bedeutung der Wurzelhaube wird auch erläutert durch das Verhalten einiger Wasserpflanzen, bei welchen die Wurzeln frei in das Wasser hinunterhängen, die Wurzelhaube also als Schutzorgan weniger in Betracht kommen kann, wobei freilich nicht zu vergessen ist, daß wir es hier mit Wurzeln begrenzten Wachstums zu thun haben, deren Scheitel den embryonalen Charakter bald verliert. Eine sich durch neugebildete Zellen beständig regenerierende Wurzelhaube wird damit mehr oder minder überflüssig, und dementsprechend unterliegt sie einer in verschiedenem Grade auftretenden Rückbildung; derartige Wurzeln sind dem Leben im Wasser vielfach so innig angepaßt, daß sie im Boden nicht mehr normal zu wachsen vermögen. Die Wurzeln von Lemna minor und L. trisulca, Azolla filiculoides und Hydrocharis morsus ranae (alles schwimmende Wasserpflanzen) zeigen z. B. in einem normal befeuchteten Gartenboden beinahe gar kein Wachstum [2]) — andere Wasserpflanzen, die nicht so ausschließlich dem Schwimmen angepaßt sind, werden wahrscheinlich plastischere Wurzeln aufweisen. Dem entspricht auch das morphologische Verhalten, das, wie ich früher [3]) hervorhob, einen Übergang bildet zu den oben erwähnten Fällen vollständiger Verkümmerung. Einige Beispiele seien angeführt.

Azolla ist eine schwimmende Hydropteridee, welche (im Gegensatz zu der verwandten, oben erwähnten Salvinia) zwei Reihen von Wurzeln auf der Unterseite der Stämmchen besitzt. Das Scheitelwachstum dieser Wurzeln ist aber ein begrenztes, es bildet die Scheitelzelle der Wurzeln nur ein „Haubensegment" (statt zahlreichen, wie bei den übrigen Pteridophyten). Wenn die Wurzel ausgewachsen ist, wird die Haube abgeworfen. Die Oberflächenzellen (auch die Scheitelzelle) wachsen zu

---

[1]) Für Psilotum triquetrum hat SOLMS-LAUBACH außerdem nachgewiesen, daß bei einer Beschädigung des Scheitels eines Rhizomsprosses entweder seitliche Anlagen auswachsen, oder sich in der Peripherie des Scheitelmeristems neue Sproßanlagen bilden. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. IV, p. 100.

[2]) Vgl. WAKKER, Die Beeinflussung des Wachstums der Wurzeln durch das umgebende Medium. Jahrb. für wissensch. Botanik, 32. Bd., p. 71 ff.

[3]) S. II, p. 280. (Daselbst auch Litteraturangaben.)

Haaren aus, so daß die Wurzel den behaarten Wasserblattzipfeln von Salvinia gleicht.

Andere schwimmende Wasserpflanzen, wie die Lemnaceen, besitzen scheinbar eine Wurzelhaube, die aber entwicklungsgeschichtlich sich von den ächten Wurzelhauben unterscheidet (sie entsteht nicht wie die Wurzelhaube anderer Monokotylen aus der Epidermis des Wurzelkörpers), auch nicht eine periodische Erneuerung zeigt. Diese, wie ein Handschuhfinger über die Wurzelspitze gestülpte Hülle schützt die Wurzelspitze offenbar auch hier (gegen die auslaugende Wirkung des Wassers, kleine Tiere etc.), aber sie entspricht nicht einer Haube, sondern der bei anderen Wurzeln nur kurze Zeit vorhandenen Hüllen, die VAN TIEGHEM [1]) „poche digestive" genannt hat (vgl. Fig. 313). Ebenso verhalten sich Hydrocharis (wahrscheinlich auch die verwandte Trianea bogotensis) und Pistia Stratiotis. Die Wurzelhülle geht hier, wie bei Azolla, verloren, wenn die Wurzeln ausgewachsen sind. Es findet bei diesen Pflanzen auch die Sonderung von Epidermis und Rinde nicht mehr statt, ihre Wurzeln sind, bei engerer Fassung des Begriffs, also gleichfalls haubenlos.

Bei Landpflanzen sind Wurzeln ohne Wurzelhaube nur in seltenen Fällen beobachtet worden. So bei Aesculus Hippocastanum [2]). Hier entstehen an den Wurzeln außer normal gebauten Seitenwurzeln periodisch kleine (etwa 2 mm lange) knöllchenförmige, nicht mit einer Wurzelhaube versehene. Wir können diese Würzelchen, deren Funktion unbekannt ist, wohl als Hemmungsbildungen betrachten, deren Haubenlosigkeit mit ihrer kurzen Existenz und ihrer geringen Größe in Beziehung steht. Diese Auffassung wird dadurch nahegelegt, daß es, wie es scheint, Übergänge zwischen haubenlosen und normalen Wurzeln giebt.

Ein eigentümliches (aber noch näher zu untersuchendes) Verhalten zeigen auch (nach JÖRGENSEN [3])) die sproßbürtigen Wurzeln der Bromeliaceen. Sie wachsen meist längere Zeit im Gewebe der Sproßachse und haben hier eine wohl entwickelte Haube, wenn aber die Wurzelspitze die Oberfläche der Sproßachse durchbohrt hat, besteht die Haube nur noch aus einer dünnen Lage toter, mehr oder weniger zusammengedrückter Zellen. Vermutlich handelt es sich um Wurzeln begrenzten Wachstums (Haftwurzeln). Die ebenfalls nur kurze Zeit funktionierende Hauptwurzel des Keimlings der bekannten Schmarotzerpflanze Cuscuta [4]) ist zeitlebens haubenlos. Sie hat nur die Aufgabe, die Keimpflanze im Boden zu fixieren und ihr im ersten Entwicklungsstadium Wasser zuzuführen. Sie beginnt meist schon 2 Tage nach der Keimung abzusterben, und mit ihr natürlich die ganze Keimpflanze, falls sie bis dahin nicht eine Nährpflanze gefunden hat, auf welcher sie schmarotzen kann. Wie andere, unter bestimmten Lebensbedingungen nutzlos gewordene Organe wird also die Wurzelhaube in einigen Fällen im Laufe der Entwicklung abgestreift, in anderen gelangt sie nicht mehr zur Entwicklung. Daß die Wurzelhaube auch bei

---

[1]) Vgl. VAN TIEGHEM et DOULIOT, Recherches comparées sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. d. scienc. nat. VII, Sér. 1. 8.

[2]) Vgl. KLEIN und SGABD, Zur Kenntnis der Wurzeln von Aesculus Hippocastanum. Flora, 1880, p. 146.

[3]) JÖRGENSEN, Bitrag til rodens naturhistorie. Botanisk tidsskrift, Kopenhagen. 1878.

[4]) KOCH, Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen in Haustein. Botan. Abhand. II, 3. Die Wurzeln der Orobanchen sind nach KOCH (Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen, Heidelberg 1887) zunächst haubenlos, erhalten aber später eine schwache Wurzelhaube,

Umbildung der Wurzel verloren geht, wurde schon oben (für die Umbildung der Wurzel in einen Sproß) betont, andere Fälle werden unten anzuführen sein.

2) Die Verteilung des Wachstums an der Wurzel ist hier nicht eingehender zu besprechen, wohl aber darauf hinzuweisen, daß es, wie SACHS hervorgehoben hat, für das Vordringen der Wurzelspitze im Boden vorteilhaft sein muß, daß die wachsende Region unmittelbar hinter der Wurzelspitze liegt und verhältnismäßig sehr kurz (2—10 mm) ist: je kürzer bei gegebener Querschnittsfläche ein Nagel ist, den man in ein Brett schlägt, desto weniger leicht wird eine Verbiegung eintreten, auch sehen wir, daß bei den Luftwurzeln (s. u.) die Wachstumsverhältnisse andere sind. Daß im übrigen das Wachstum der Wurzeln unter den Bedingungen am besten ist, unter denen sie normal wachsen (auf die sie „gestimmt" sind), kann nicht wunder nehmen. Die Wurzeln einiger Landpflanzen (Vicia Faba, Lupinus albus etc.) zeigten demgemäß, im Wasser kultiviert, eine Verzögerung ihres Längenwachtums[1]).

3) Region der Wurzelhaare. Die Wurzelhaare[2]) entstehen als Ausstülpungen der Oberflächenzellen der Wurzeln. Sie besitzen eine große Bedeutung schon dadurch, weil ihr Auftreten die absorbierende Oberfläche der Wurzeln ganz bedeutend erhöht, außerdem auch deshalb, weil sie bei Landpflanzen die Bodenpartikelchen fest umwachsen, und so nicht nur den Halt der Wurzeln im Boden verstärken, sondern auch die den Bodenteilchen adhärierenden Wasserhüllen auszunützen vermögen. Sie sind aber nicht bei allen Pflanzen vorhanden, sondern fehlen namentlich einer Anzahl von Wasser- und Sumpfpflanzen (z. B. Butomus umbellatus, Hippuris vulgaris, Lemna-Arten, Menyanthes trifoliata. Pistia Stratiotes u. a.), außerdem bei einer Anzahl Coniferen (z. B. Picca excelsa, Pinus silvestris, Biota orientalis, Thuja occidentalis u. a.), bei einigen monokotylen Knollenpflanzen wie Crocus sativus, einigen Schmarotzern und Humusbewohnern, wie Monotropa, Neottia, Orobanche ramosa. Es sind die genannten Pflanzen solche, welche entweder Wasser reichlich zur Verfügung haben, wie die Wasser- und Sumpfpflanzen, oder solche, bei denen die oberirdischen Teile keine sehr intensive Wasserverdunstung unterhalten, wie die Coniferen mit lederartigen Blättern (andere, wie Taxus, bilden indes zahlreiche Wurzelhaare), oder es handelt sich um Wurzeln, die von Pilzen bewohnt sind (Monotropa, Coniferen), bei Crocus sind die oberirdischen Teile wenig umfangreich und von kurzer Dauer, und bei den Schmarotzerpflanzen und Humusbewohnern sind die Blätter, welche bei anderen Pflanzen am meisten transpirieren, meist zu kleinen Schuppen verkümmert. Bei einer größeren Anzahl von Pflanzen, die normal Wurzelhaare besitzen, unterbleibt übrigens deren Bildung, wenn man die Wurzeln in Wasser kultiviert. So bei Allium Cepa, Hyacinthus orientalis, Zea Mays, Cucurbita Pepo, Phaseolus communis, Pisum sativum u. a., aber es ist dies keineswegs bei allen Pflanzen so, und manche schwimmende Wasserpflanzen, wie z. B. Trianea bogotensis, besitzen sogar recht große Wurzelhaare, von Azolla, Hydrocharis u. a. wurde der Besitz von Wurzelhaaren oben schon erwähnt, für die Luftwurzeln wird die Frage unten zu erörtern sein.

4) Die innere Beschaffenheit der nicht mehr der Nahrungsaufnahme

---

[1]) Vgl. WAKKER a. a. O.

[2]) Vgl. FRANK SCHWARZ, Die Wurzelhaare der Pflanzen. Arbeiten aus dem botan. Institut der Universität Tübingen, herausgeg. von PFEFFER, 2. Bd.

dienenden Teile der Wurzeln zu schildern, ist Sache der Anatomie. Organographisch und biologisch von hoher Bedeutung aber ist die bei vielen Wurzeln eintretende nachträgliche (d. h. nach Beendigung des Längenwachstums erfolgende) Verkürzung; haben sich doch, wie wir sehen werden, bei manchen Pflanzen Wurzeln ausgebildet, die von den übrigen in ihrer Gestaltung abweichen und deren Hauptbedeutung eben in ihrer Kontraktilität besteht, RIMBACH[1]) hat sie passend als „Zugwurzeln" bezeichnet. Sie zeichnen sich aus durch verhältnismäßig starke Entwicklung des dünnwandigen Rindenparenchyms, während die dickwandigen Zellen des mechanischen Gewebesystems ganz oder fast ganz fehlen. Als Nebenfunktion haben die Zugwurzeln offenbar in manchen Fällen die, daß sie zur Aufnahme von Reservestoffen dienen, aber ihre hauptsächlichste Bedeutung besteht offenbar darin, daß sie durch ihre Verkürzung auf den Pflanzenteil, an dem sie entspringen, einen Zug ausüben. Was den Nutzen dieser Einrichtung betrifft, so sind die Fälle zu unterscheiden, bei welchen durch die Zugwurzeln ein Hinabziehen der Sprosse in den Boden stattfindet, und solche, bei denen das nicht der Fall ist. Im letzteren Falle (z. B. Polygonatum multiflorum, Canna indica, Asparagus officinalis) bewirkt die Wurzelverkürzung offenbar nur einen festere Verankerung im Boden, die bei Pflanzen mit reich entwickelten oberirdischen Organen von besonderer Bedeutung sein wird, da diese dem Wind etc. eine verhältnismäßig große Oberfläche darbieten. Bei anderen Pflanzen ist die Wurzelverkürzung eines der Mittel, um unterirdisch lebende Sprosse in eine bestimmte Tiefe zu bringen. Ein Beispiel mag dies erläutern.

Bei Arum maculatum schiebt bei der Keimung der sich verlängernde — offenbar negativ geotropische — Kotyledon die Keimknospe etwa 15 mm senkrecht abwärts in den Boden. Das aus dieser sich entwickelnde Knöllchen kommt daher zunächst etwa 2 cm unter die Erdoberfläche zu liegen. „Erwachsene" Arum-Knollen aber liegen in etwa 10 cm Tiefe. Dahin werden sie durch die Thätigkeit von Zugwurzeln gebracht. Die Wurzeln entstehen in einer, etwas schief liegenden, die Endknospe der Knolle ringförmig umgebenden Zone. Die auf der Unterseite stehenden sind dick und sehr kontraktionsfähig, die auf der Oberseite dünn und wenig oder nicht kontraktionsfähig. Durch diese Anordnung muß die Knolle mit ihrer Spitze nach abwärts gezogen werden, unter Umständen über 1 cm in einer Vegetationsperiode, aber nur während zweier oder dreier Monate (September bis November). Ist aber die „normale Tieflage" erreicht, so wird die Kontraktilität der Wurzeln eine geringere, und die Wurzeln wachsen nicht mehr steil nach abwärts, sondern gleich vom Grunde an flach nach außen. Pflanzt man eine solche Knolle höher ein, so bildet sie wieder stark kontraktile Wurzeln, eine merkwürdige (bei dem Wachstum mancher Rhizome wiederkehrende) Regulierung, deren veranlassende Bedingungen noch unbekannt sind.

Zugwurzeln sind weit verbreitet, und unter den ausdauernden krautigen Samenpflanzen am meisten ausgebildet, bei Kryptogamen und bei phanerogamen Holzpflanzen sind sie bis jetzt nicht beobachtet. Die Verkürzung ist teilweise eine sehr bedeutende. Als höchstes Maß derselben fand RIMBACH, für die Strecke von 5 mm Länge, bei einigen

[1]) Die kontraktilen Wurzeln und ihre Thätigkeit. Beitr. zur wissensch. Botanik, herausgeg. von FÜNFSTÜCK, 2. Bd. In dieser Abhandlung ist auch die einschlägige Litteratur citiert.

Amaryllideen (z. B. Phaedranassa chloracea, und bei Oxalis elegans 70 Proz., bei Agave americana und Arum maculatum 50 Proz., Allium ursinum 30 Proz., Asparagus officinalis 10 Proz. Diese hohen Zahlen gelten aber nur für einen Teil der sich verkürzenden Wurzelstrecke, für das Ganze fallen sie bedeutend niedriger aus, für Phaedranassa chloracea ergiebt sich z. B. eine Verkürzung von 30—40 Proz. Bei manchen persistierenden Wurzeln, z. B. den Hauptwurzeln und Seitenwurzeln von Taraxacum, Heracleum, Phyteuma u. a. dauert die Kontraktion Jahre hindurch an, bei anderen kurzlebigen Wurzeln ist, wie das oben angeführte Beispiel von Arum zeigt die Dauer der Verkürzung eine zeitlich unbegrenzte. Bei manchen Pflanzen sind alle Wurzeln einer Ordnung kontraktil, bei anderen hat eine Arbeitsteilung stattgefunden, wie gleichfalls schon für Arum erwähnt wurde, aber bei manchen anderen Monokotylen und Dikotylen noch auffallender hervortritt. So haben, wie seit lange bekannt ist, Tigridia, Gladiolus, Crocus und Scilla zweierlei, örtlich und zeitlich getrennt entstehende Wurzeln. Bei Crocus longiflorus z. B. (Fig. 312) entstehen zu Beginn der Vegetationsperiode aus der unteren Knollenfläche zahlreiche dünne, fadenförmige, nicht kontraktile Wurzeln. Später bilden sich an der neuen Knolle auf einer Seite einige wenige (im vorliegenden Falle zwei) dicke Wurzeln, welche stark kontraktil sind, und die Knolle entsprechend in den Boden hinunterziehen, sie gehen bald zu Grunde. Diese Wurzeln sind von Daniel[1]), dem die Verkürzung derselben entgangen ist, betrachtet worden als „un système compensateur transitoire qui se developpe progressivement suivant les besoins de la plante, dès que, pour une raison quelconque, interne ou externe, la nutrition générale se trouve entravée“. Es wird dies geschlossen, namentlich daraus, daß Gladiolus-Knollen, deren (sichtbare) Knospen entfernt waren, diese Wurzeln besonders stark ausbildeten, sie wurden nach 2 Monaten resorbiert, es bildeten sich neue und die Ersatzknolle aus, sie enthalten bedeutende Mengen von Glukose, die später verschwindet. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese fleischigen Wurzeln zugleich als kurzlebige Reservestoffbehälter[2]) dienen, deren Material dann an die dauernden Reservestoff-

Fig. 312. (Beide Figuren 1/3 der nat. Gr.). *I* Crocus longiflorus. *II* Oxalis *sp* (als „pentaphylla“) bezeichnet, *Z* Zugwurzeln.

[1]) Daniel, Sur les racines napiformes tranisitoires des Monocotylédones. Revue de botanique III, p. 455.

[2]) Auch für Wasser.

behälter (Knollen etc.) abgegeben wird, aber ihre Bedeutung als Zugwurzeln ist sicher nicht minder wichtig.

Auch bei Dikotylen finden sich analoge Fälle, wie die in Fig. 312 *III* abgebildeten Oxalisart zeigt.

§ 3. Das Wurzelsystem.

Die Keimpflanze besitzt in den meisten Fällen zunächst nur eine einfache, unverzweigte Wurzel. Später entwickelt sich ein Wurzelsystem, das entweder ausschließlich durch Verzweigung dar Hauptwurzel gebildet wird, oder durch Neubildung von Wurzeln an der Sproßachse; im letzteren Fall pflegt die Hauptwurzel frühzeitig abzusterben. Bekanntlich ist dies der Fall bei den Monokotylen, aber auch einer Anzahl Dikotylen, und es fragt sich, ob sich für das verschiedene Verhalten in der Ausbildung des Wurzelsystems biologische Beziehungen angeben lassen. Es kommen dabei einmal innere Strukturverhältnisse und dann die Lebensbedingungen in Betracht.

Die Monokotylen sind (mit seltenen Ausnahmen) nicht mit sekundärem Dickenwachstum begabt. Für die Hauptwurzel heißt das, daß die einmal angelegten Leitungsbahnen für Wasser und andere Baustoffe, wie sie im Leitbündelcylinder vorliegen, dieselben bleiben. Die Ansprüche, welche die oberirdischen Pflanzenteile an die Wurzeln stellen, aber werden mit der zunehmenden Oberflächenentwicklung durch die Vermehrung der Zahl und Größe der Blätter größer, die Thätigkeit der Hauptwurzel könnte, selbst wenn sie noch so reich verzweigt wäre, nicht mehr genügen, sie wird ersetzt durch an der Sproßachse neugebildete Wurzeln, die in größerer Zahl auftreten, und bei manchen rasch sich entwickelnden Pflanzen, wie einer Anzahl von Gräsern schon am Embryo teilweise angelegt sind.

Bei Dikotylen haben wir bei Besprechung der Keimung der Mangrove-Pflanzen[1]) schon einen Fall kennen gelernt, in welchem die Entwicklung eines aus der Hauptwurzel hervorgehenden Wnrzelsystems in dem zähen, sauerstoffarmen Schlamme offenbar unzweckmäßig wäre, thatsächlich unterbleibt sie auch. Es würde zu weit führen, den Beziehungen der Entwicklungsdauer der Hauptwurzel zu der Lebensweise im einzelnen nachzugehen, da dies auf das vielgestaltige Gebiet der Lehre von der Sproßfolge führen würde[2]), es genügt, betont zu haben, daß sie abhängt von der Gesamtökonomie der Pflanze; die Beziehungen im einzelnen bedürfen vielfach noch der Aufklärung.

Art der Wurzelentstehung. Neue Wurzeln entstehen gewöhnlich endogen, sie haben also die peripherischen Gewebe des Mutterorganes zu durchbrechen, was aber erst geschieht, wenn die junge Wurzel, die unter dem Schutze älterer Gewebe angelegt wurde, hinreichend erstarkt ist. Indes ist die endogene Anlegung keine ausnahmslose. Exogen bilden sich nach Bower die Wurzeln von Phylloglossum Drummondi, nach Treub die ersten Wurzeln der Keimpflanzen einiger Lycopodium-Arten und nach Warming[3]) die Wurzeln am Stamme von Neottia nidus avis. Diese werden angelegt in

---

[1]) Ähnlich verhalten sich wahrscheinlich andere auf Sumpfboden wachsende, durch ein flachstehendes Wurzelsystem ausgezeichnete Pflanzen, wie Taxodium distichum u. a.

[2]) Vergl. z. B. Warming, Om skudbygning, overvintring og foryngelse. Aftryck af naturhistorisk forenings festskrift, Kjobenhaven 1884.

[3]) Warming, Om rödderne hos Neottia nidus avis L. Vidensk. Medd. fra den naturhist. For. i Kjöbenhavn 1874, No. 1—2.

der dritten und vierten Periblemlage, während aus der ersten und zweiten, wie es scheint, die Wurzelhaube hervorgeht. Die Epidermis funktioniert eine Zeitlang als äußerste Schicht derselben und stirbt dann ab[1]). Exogen entstehen ferner nach HANSEN[2]) die Wurzeln an der Basis der Adventivsprosse und die Adventivwurzeln in den Blattachseln von Cardamine pratensis, Nasturtium officinale und silvestre, während die Adventivwurzeln anderer Wasser- und Sumpfpflanzen (z. B. Veronica Beccabunga, Polygonum amphibium, Ranunculus fluitans) in der gewöhnlichen Weise endogen angelegt werden.

Entstehungsort a) der Seitenwurzeln an der Hauptwurzel. Dieser ist ein fest bestimmter. Sehen wir ab von den Wurzelgabelungen, wie sie bei Lycopodien vorkommen, so findet die Anlegung von Nebenwurzeln immer statt am Umfang des axilen Gefäßbündelkörpers der Wurzel („des Plerom's“). Derselbe ist umgeben von einer einfachen Gewebsschicht, dem Pericambium, welchem nach außen die innerste Rinden- (Periblem-)schicht angrenzt, die gewöhnlich als „Schutzscheide“ oder Endodermis eine eigenartige Ausbildung erfährt. In diesem Pericambium, werden bei den Samenpflanzen die Seitenwurzeln angelegt, bei den Gefäßkryptogamen dagegen in der innersten Rindenschicht. Und zwar geht die Wurzelanlage bei den letzteren hervor aus einer einzigen Zelle, während sich bei den Samenpflanzen stets eine Mehrzahl von Zellen an der Seitenwurzelbildung betheiligt. Diese Zellgruppe des Pericambiums liegt bei den Pflanzen, welche mehr als zwei Gefäßgruppen haben, einer der Gefäßgruppen des axilen Stranges gegenüber (Fig. 319), darauf beruht es, daß man die Seitenwurzeln gewöhnlich in so viele Längsreihen angeordnet findet, als der Wurzelgefäßstrang Gefäßgruppen besitzt. Bei Wurzeln mit diarchen Bündeln finden sich aber (nach VAN TIEGHEM) vier Seitenwurzelreihen, sie entspringen in den Zwischenräumen, welche die Gefäßgruppen von den zwei mit ihnen gekreuzt stehenden Siebröhrengruppen trennen. Die Einzelheiten der Entstehungsgeschichte seien hier übergangen und nur erwähnt, daß die Seitenwurzeln die Rindenschichten der Hauptwurzel relativ spät durchbrechen. Die Wurzeln von Nuphar z. B. findet man auf eine Strecke von 10 und mehr Centimeter oberhalb der Wurzelspitze frei von Nebenwurzeln. Die erste Bildung der Wurzelanlagen findet in den von NÄGELI und LEITGEB untersuchten Fällen nahe an der Scheitelregion der Wurzel statt, zu einer Zeit, wo die für die ersten Gefäße bestimmten Zellen sich noch nicht von den übrigen unterscheiden lassen. Für Polygonum Fagopyrum giebt JANCZEWSKI an, daß die Nebenwurzeln nahe dem Wurzelvegetationspunkt in dem noch von der Wurzelhaube bedeckten Gewebe entstehen, das noch keine verholzten Gefäße besitzt, auch bei Pistia entstehen die Nebenwurzeln einem noch nicht verholzten Gefäße gegenüber. Jedenfalls sind zur Zeit der Nebenwurzelanlegung die Zellen des Rindengewebes der Wurzel vielfach schon in den Dauerzustand übergegangen und sind zwischen denselben Intercellularräume aufgetreten. Die Zellen aber, welche den Nebenwurzeln ihren Ursprung geben, leiten sich offenbar von dem terminalen embryonalen Gewebe ab.

Das späte Hervortreten der Seitenwurzeln möchte ich als eine mit den

---

[1]) Es erfolgt dies nach WARMING's Fig. 9, Taf. IV. a. a. O., so früh, zu einer Zeit, wo die Wurzel noch ein kleiner Höcker ist, daß man aus diesem Grunde hier die endogene Entstehung der Wurzel durch die Annahme retten könnte, die Epidermis nehme an der Wurzelbildung keinen Anteil, sondern würde von der Wurzelanlage nur gedehnt, bis sie abstirbt, also sehr allmählich durchbrochen.

[2]) HANSEN, Vergl. Untersuchungen über Adventivbildungen bei Pflanzen. Abh. der Senckenb. Ges., 12. Bd., p. 159.

Lebensbedingungen in Beziehung stehende Erscheinung betrachten. Eine frühzeitige Nebenwurzelbildung müßte das Vordringen der Hauptwurzel im Boden hindern, diese Hauptwurzel bahnt sozusagen zuerst den Weg und befestigt sich mit ihren Wurzelhaaren, und erst wenn die normale Weiterentwicklung des Wurzelsystems geichert ist, brechen die Seitenwurzeln hervor.

Bei manchen Pflanzen, namentlich solchen, die auf feuchtem Boden wachsen oder deren Wurzeln verhältnismäßig nur kurze Zeit funktionieren, unterbleibt übrigens die Verzweigung ganz und gar. So bei Ophioglossum, ferner namentlich bei einer Anzahl Monokotylen (Arum maculatum, Colchicum autumnale, Gagea lutea, Leucojum vernum, Ophrydeen)[1]; ebenso sind die unten zu besprechenden „Haftwurzeln" meist unverzweigt.

b) Sproßbürtige (Adventiv-Wurzeln). Die Sprosse verhalten sich betreffs der Fähigkeit, Wurzeln hervorzubringen, außerordentlich verschieden. Bei manchen einjährigen krautigen Samenpflanzen ist diese Fähigkeit offenbar gar nicht vorhanden, während andere, sowohl kriechende als aufrecht wachsende Sprosse Wurzeln schon nahe dem Vegetationspunkte anlegen. Betreffs des Ortes der Anlegung sei erwähnt, daß nach Van Tieghem und Douliot die Verhältnisse, wie sie bei der Entstehung der Wurzelverzweigung vorliegen, wiederkehren, also die sproßbürtigen Wurzeln bei den Samenpflanzen im „Pericykel" entstehen, was aber auf die oben erwähnten exogen angelegten Wurzeln keine Anwendung finden kann. Das Rindengewebe trägt zu ihrer Bildung gar nichts bei oder umgiebt sie mit einer Wurzeltasche (Fig. 313), welche bei Durchdringen durch das Gewebe von Nutzen ist, wenn es sich auch nicht überall um eine „Verdauung" derselben handeln wird. Je nach der früheren oder späteren Anlegung ergeben sich Verschiedenheiten, die organographisch von geringem Interesse sind. Nicht alle sproßbürtigen Wurzelanlagen gelangen übrigens zur Entfaltung, manche bleiben lange Zeit, oft für immer als „latente" Anlagen stehen.

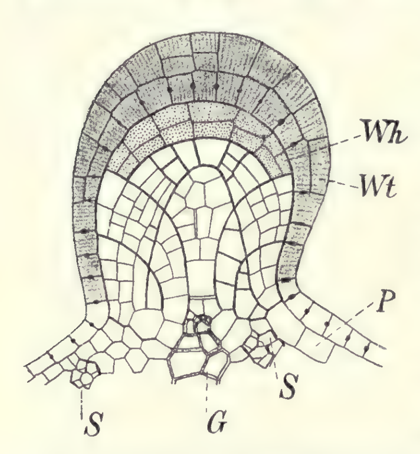


Fig. 313. Schematischer Längsschnitt durch eine junge Nebenwurzelanlage einer monokotylen Pflanze. *Wt* Wurzeltasche (aus der Endodermis der Hauptwurzel hervorgegangen). *P* Pericambium („Pericykel"). *S* Siebteile. *G* ein Gefäßteil der Hauptwurzel. *Wh* Wurzelhaube der Nebenwurzel.

Wir können hierher kaum zählen die Entwicklungshemmung von normal vorhandenen Wurzelanlagen unter ungünstigen äußeren Bedingungen, wie sie beim Epheu stattfindet, wenn er ohne Unterlage kultiviert wird. Dagegen findet man bei den Weiden z. B. unter der Rinde latente Wurzelanlagen, namentlich zu beiden Seiten der Achselknospen einzeln oder wie bei Salix vitellina, pruinosa u. a. zu mehreren. Diese Wurzelanlagen entwickeln sich an den Weidenstecklingen, während der normalen Vegetation jedenfalls aber nur höchst selten. Über die Zeit ihrer Anlegung ist nichts bekannt, wahrscheinlich aber erfolgt dieselbe schon früh, wenigstens giebt Voechting für 3—4 Monate alte Zweige von Sal. viminalis, pruinosa u. a.

---

[1]) Vgl. Rimbach, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1899, p. 29.

dieselben an. Ohne Zweifel finden sie sich auch noch bei anderen Holzpflanzen und Ähnliches findet sich z. B. bei Equisetum, wo jede Seitenknospe eine Adventivwurzel anlegt, die aber an den oberirdischen Teilen gewöhnlich nicht zur Entwicklung gelangt. Die letztere kann aber durch Feuchtigkeit und Dunkelheit hervorgerufen werden.

§ 3. Verschiedene Ausbildung der Glieder des normalen (Erdwurzel-)Systems [1]).

Die Ausbildung der Glieder des Wurzelsystems und ihr Verhalten äußeren Faktoren gegenüber sind je nach ihrer Stellung im System verschieden. Die morphologischen Differenzen sind ähnliche, wie wir sie als Lang- und Kurztriebe auch bei niederen Pflanzen erwähnt haben: wenn wir uns Fig. 12 mit der Spitze nach unten gekehrt und die Zellwände wegdenken, würden wir ein einigermaßen zutreffendes Bild eines Wurzelsystems erhalten, bei dem freilich, wie wir sahen, die Verzweigung nicht so nahe zu der Spitze reicht. Die Glieder werden also im allgemeinen um so weniger kräftig ausgebildet, je höherer Ordnung sie sind, was sich auch in ihrem anatomischen Bau ausspricht, bei ausdauernden Pflanzen auch in der kürzeren Lebensdauer [2]) der „Saugwürzelchen", über welche übrigens auffallend wenig exakte Untersuchungen vorliegen.

Es ist namentlich seit den klassischen Untersuchungen von SACHS bekannt, daß die gesetzmäßige Ausbreitung des Wurzelsystems im Boden bedingt wird durch die verschiedene geotropische Reaktionsfähigkeit der Wurzeln verschiedener Ordnung: die Hauptwurzeln sind positiv geotropisch, die Nebenwurzeln erster Ordnung besitzen einen „geotropischen Eigenwinkel" [3]), der je nach ihrem Ursprungsort verschieden ist (bei den oberen, der Wurzelbasis nahestehenden nähert er sich meist *R*, bei den weiter unten stehenden wird er kleiner); die Nebenwurzeln zweiter Ordnung, welche aus denen erster Ordnung entspringen, sind dagegen überhaupt nicht geotropisch, sie wachsen aus ihren Mutterwurzeln geradlinig hervor, ohne geotropische Krümmungen zu zeigen; daß eine Anzahl derselben unter gewöhnlichen Umständen nicht über den Boden herauswächst, ist darin begründet, daß die Luft zu trocken für sie ist; in künstlich feucht gehaltener Luft können namentlich bei Monokotylen zahlreiche dünne Wurzelfäden aus der Erdoberfläche hervorwachsen [4]), eine Thatsache, die wegen der unten zu erwähnenden Atemwurzeln von besonderem Interesse ist, es soll dort auch gezeigt werden, daß es unter bestimmten Verhältnissen negativ geotropische Wurzeln giebt (die bei Erdwurzeln bis jetzt nicht bekannt sind; es wäre aber möglich, daß auch hier normal negativ geotropische Wurzeln sich finden, deren Vorhandensein nur für gewöhnlich nicht zu Tage tritt) und ebenso Wurzeln, die sich der geotropischen Reizbarkeit ganz entledigt haben. Jedenfalls sehen wir schon bei den Erdwurzeln, daß die geotropische Reizbarkeit sich,

---

1) Vgl. namentlich SACHS, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Gesammelte Abhandlungen, Bd. 2, XXXI u. XXXII.

2) Auch die Wurzeln erster Ordnung, wie sie z. B. an einer Hauptwurzel von Taraxacum u. a. entspringen, gelangen übrigens nicht alle zu längerer Lebensdauer. Eine Anzahl derselben stirbt ab, ohne daß meines Wissens über derartige Verhältnisse Näheres bekannt wäre.

3) Die SACHS'schen Untersuchungen beziehen sich auf Keimpflanzen, die Verhältnisse bei in tieferen Bodenschichten wachsenden Wurzeln können möglicherweise abweichend sein.

4) Vgl. SACHS, Über latente Reizbarkeiten. Flora, 1893, p. 1 ff.

teleologisch ausgedrückt, regelt nach dem Bedürfnis, und das kehrt auch bei abgeleiteten Wurzeln wieder. Die an der Sproßbasis der Monokotylen entspringenden Wurzeln scheinen sich zu verhalten wie Nebenwurzeln erster Ordnung, deren geotropische Empfindlichkeit bei manchen monokotylen Wasserpflanzen übrigens eine geringe zu sein scheint; die an ihnen entspringenden Seitenwürzelchen wachsen bei Pontederia, Pistia u. a. nach beliebigen Richtungen, sind also offenbar nicht geotropisch. Auch die von SACHS angeführte Thatsache, daß geotropische Wurzeln, wenn sie in Luft (ohne Benetzung) wachsen, ihren Geotropismus ganz oder teilweise verlieren, ist für die Beurteilung der „umgebildeten", nicht geotropischen Wurzeln wichtig.

Der auch bei manchen Erdwurzeln vorhandene negative Heliotropismus und positive Hydrotropismus spielt bei den unten zu erwähnenden Luftwurzeln offenbar eine größere Rolle, desgleichen Reibungs-(Kontakt-)Reize, die auch bei Erdwurzeln vorzukommen scheinen.

Inwieweit für die Richtung der Seitenwurzeln „Exotropie" in Betracht kommt, bedarf erst noch näherer Untersuchung. Nach NOLL [1]) nehmen die nach vier Himmelsrichtungen radial von der Hauptwurzel ausstrahlenden Seitenwurzeln einer Lupine oder Vicia Faba, wenn sie aus ihrer Richtung gewaltsam abgelenkt werden, nach Beseitigung des Hindernisses mit scharfer Biegung wieder radiale Richtung zur Hauptwurzel ein, was für ihre gleichmäßige Ausbreitung im Boden von erheblicher Bedeutung sein wird.

Als Nebenfunktion tritt bei manchen Wurzeln die Erzeugung von Sprossen auf („Adventivsprossen"), bei einigen ist diese Nebenfunktion — wie oben für einige Podostemeen angeführt wurde — zur Hauptfunktion geworden. Namentlich unter den Dikotylen giebt es eine große Anzahl von Pflanzen, deren Wurzeln Sprosse erzeugen, und zwar entstehen diese normal endogen, an derselben Stelle, wo die Seitenwurzel den Ursprung giebt. Vielfach zeigen die Adventivsprosse örtliche Beziehungen zu den Seitenwurzeln, indem sie in der Nähe des Ursprungsortes einer Seitenwurzel entstehen [2]) (z. B. Linaria vulgaris, Solanum Dulcamara, Pyrola, auch Dioscorea), eine Stellung, welche dem Sproß die Zufuhr von Wasser etc. aus dem Boden auf kürzestem Wege sichert, ähnlich wie die Stellung der Achselsprosse am Sproß in der Achsel eines Laubblattes nicht nur Schutz gewährt, sondern auch den Bezug der Assimilate des Deckblattes. In anderen Fällen stehen die Adventivsprosse wenigstens in der Nähe von Seitenwurzeln. Unabhängig von diesen entstehen, wie mir scheint, die Adventivsprosse namentlich dann, wenn sie an älteren Wurzelteilen angelegt werden, die schon einen Holzkörper entwickelt haben; der Ursprungsort liegt bei Pyrus japonica, Rubus, Prunus etc. in den primären Markstrahlen, bei Ailanthus sind sie über die ganze Oberfläche der Mutterwurzel zerstreut. Auch hier ist aber der Ursprungsort kein konstanter: bei Aristolochia Clematitis [3]) ist er nicht im Pericambium („Pericykel"), sondern in den Außenschichten der primären

---

[1]) NOLL, Über eine neue Eigenschaft des Wurzelsystems. Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellsch. für Natur- u. Heilkunde, 1894.

[2]) Vgl. BEIJERINCK, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Natuurk. Verh. der Koninkl. Akademie, Amsterdam 1886, Deel 25.

[3]) Nach BEIJERINCK wird die Epidermis der Wurzel gewöhnlich durch die Knospe durchbohrt, allein bei sehr früh angelegten Knospen ist die Epidermis der Mutterrinde ein integrierender Teil der Neubildung (a. a. O. p. 109). Es findet hier also ein Übergang von endogener zu exogener Anlegung statt.

Rinde (ebenso, aber etwas tiefer in der Rinde, bei den Podostemaceen), und die Wurzelknospen von Linaria [1]) sind sogar exogene Bildungen, es kommen also betreffs der Anlegungsweise der Wurzelsprosse ähnliche Schwankungen vor wie bei den Wurzeln selbst.

§ 4. **Besonderen Funktionen angepasste Wurzeln.**

Bei einer Anzahl von Pflanzen haben sich Teile des Wurzelsystems oder auch das ganze einer von der gewöhnlicher Endwurzeln abweichenden Funktion angepaßt und im Zusammenhang damit eine mehr oder minder tiefgreifende Änderung ihrer inneren und äußeren Gestaltung erfahren. Eine Reihe von Übergängen führt z. B. von den Erdwurzeln zu den aus der Stengelbasis mancher Monokotylen entspringenden, sich aber bald der Erde zuwendenden Stützwurzeln, die in kleinem Maße, z. B. bei Zea Mays, in auffallender Ausbildung in dem Wurzelgestell der Pandaneen und mancher Palmen (Iriartea u. a.) auftreten, ihre merkwürdigste Ausbildung bei den Rhizophoren und manchen Ficus-Arten (wo sie immer noch vielfach mit „Stämmen" verwechselt werden) gefunden haben.

Eine Einteilung dieser umgebildeten Wurzeln nach ihrer Funktion ist insofern mißlich, als z. B. eine als Assimilationsorgan ausgebildete Wurzel zugleich auch der Befestigung (und zwar unter vom Erdleben abweichenden Verhältnissen) dienen kann. Es mag deshalb die Besprechung mehr nach den biologischen Gruppen, um welche es sich handelt, erfolgen.

1) Sumpf- und Wasserpflanzen.

a) Atemwurzeln der Sumpfpflanzen. Es wurde oben darauf hingewiesen, daß die Wurzeln der Sumpfpflanzen sich in einem für ihre Atmungsbedürfnisse ungünstigen Substrate befinden. Es wird ihnen, wie ich hervorhob [2]), durch die Intercellularen von den oberirdischen Teilen Sauerstoff zugeführt. Einige Sumpfpflanzen haben aber besondere Einrichtungen zum Luftschöpfen entwickelt. Die Abbildung Fig. 314 zeigt eine der Mangrove-Vegetation Südamerikas angehörige Pflanze, Laguncularia racemosa. Rings um diese, auf schlammigem, von der See bespülten Boden wachsenden Pflanze erheben sich Hunderte von spargelähnlich aus dem Boden hervortretenden Atemwurzeln (Pneumatophoren). Ganz ähnlich ist es bei Avicennia- und Sonneratia-Arten. Die negativ geotropischen Wurzeln sind gewöhnlich unverzweigt, bei Beschädigung ihrer Spitze tritt eine Verzweigung ein, es bilden sich dann zwei oder mehr gleichfalls vegetativ geotropisch nach oben wachsende Wurzeln. Die Atemwurzeln sind durch ihre, hier nicht zu schildernde anatomische Struktur zu intensivem Gasaustausch besonders eingerichtet, sie entspringen aus horizontal im Schlamme streichenden Wurzeln, auch bei anderen Pflanzen (Zuckerrohr, einigen Palmen) treten, wenn sie in nassem Boden wachsen, solche nach oben wachsende Wurzeln auf; es liegt bei Laguncularia, Avicennia, Sonneratia nur eine auffallende Steigerung eines auch sonst verkommenden Verhaltens vor.

---

[1]) Über welche indes die Angaben von Beijerinck keinen hinreichend genauen entwicklungsgeschichtlichen Aufschluß geben. Seine Angaben über die Anlegung der Seitenwurzeln stimmen nicht überein mit den von Van Tieghem und Douliot für andere Linaria-Arten gemachten.

[2]) S. II. Früher betrachtete man die Intercellularräume der Wasserpflanzen als Luftreservoirs, was aber die reiche Entwicklung derselben bei den in die Luft ragenden Teilen von Sumpfpflanzen um so rätselhafter erscheinen lassen mußte.

Für Sonneratia ist die morphologische Natur der Pneumatophoren neuerdings durch Westermaier [1]) in Zweifel gezogen worden. Er betrachtet sie

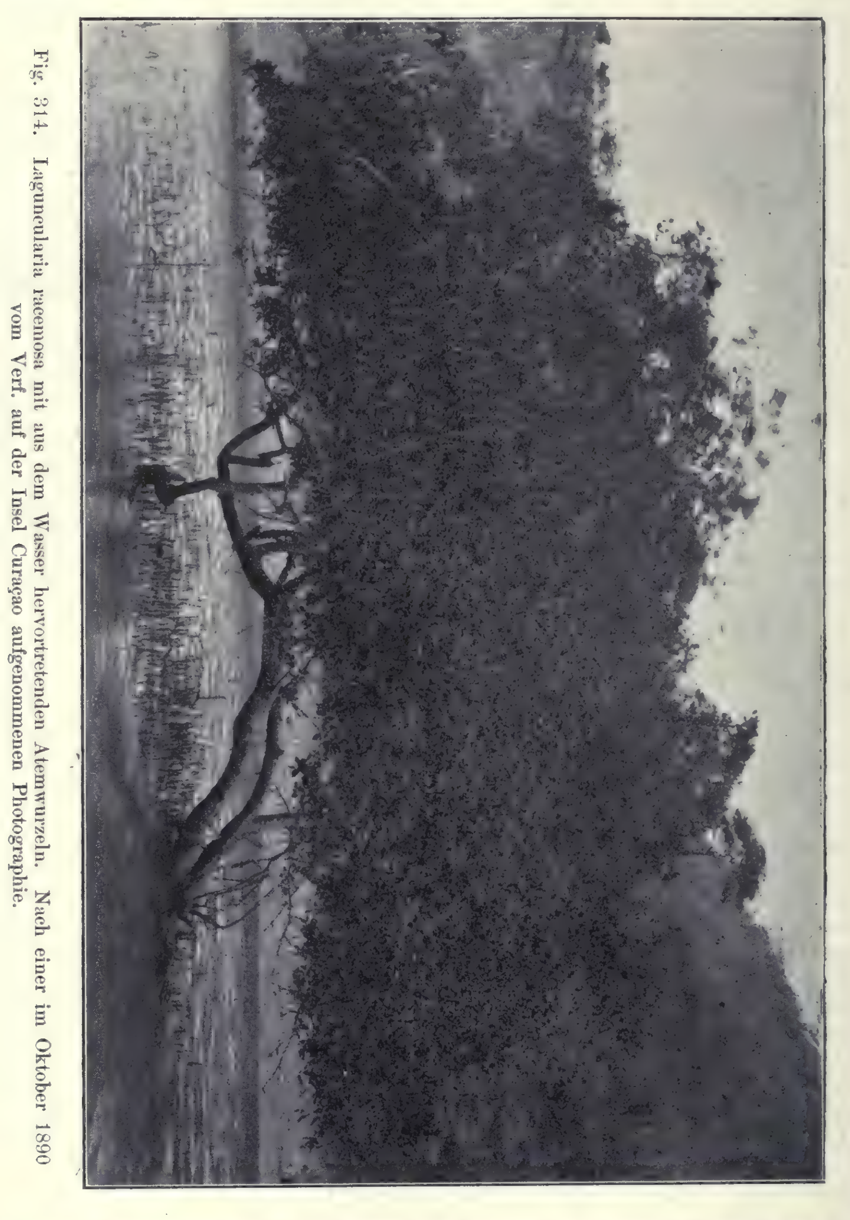


Fig. 314. Laguncularia racemosa mit aus dem Wasser hervortretenden Atemwurzeln. Nach einer im Oktober 1890 vom Verf. auf der Insel Curaçao aufgenommenen Photographie.

auf Grund anatomischer Verhältnisse als Organe „sui generis", auch ist der Vegetationspunkt nicht durch eine eigentliche Wurzelhaube, sondern durch einen Korkmantel geschützt, was aber durch diese Anpassung an das Luft-

[1]) Westermaier, Zur Kenntnis der Pneumatophoren, Freiburg (Schweiz) 1900.

leben zustande gekommen sein kann: das kann möglicherweise auch die anatomischen Differenzen vom normalen Wurzelbau bedingt haben[1]. Indes kennen wir die erste Anlage dieser „Pneumatophoren" nicht, und bis dies der Fall ist, wird sich auch über ihre „morphologische Bedeutung" wohl nichts Sicheres aussagen lassen. Es wäre möglich, daß die Pneumatophoren auf ähnliche Weise — nur wahrscheinlich früher — entstünden, wie bei Carapa moluccensis, wo das sekundäre Dickenwachstum im oberen Teile der nahe der Schlammoberfläche kriechenden Wurzeln ungleichmäßig ist, so daß horn- oder fingerartige Auswüchse entstehen[2], die als „Pneumatophoren" dienen.

Übrigens ist mir die Wurzelnatur der oben erwähnten negativ geotropischen Gebilde zunächst immer noch am wahrscheinlichsten. Bei Bruguiera dienen demselben Zwecke knieartig über den Schlamm hervorragende Wurzelbiegungen, bei Lumnitzera gehen von den horizontal verlaufenden Wurzeln zahlreiche Nebenwurzeln negativ geotropisch in die Höhe, biegen sich dann aber wieder in scharfem Bogen nach abwärts, an der Biegungsstelle bilden sich besonders große Lenticellen (von oft bis 1 cm Durchmesser), welche dem Gasaustausch dienen. Die biologische Bedeutung der Atemwurzeln (auch der hier nicht näher zu erwähnenden „Wurzelkniee" von Taxodium) wurde zunächst auf Grund der anatomischen und der Standortsverhältnisse hervorgehoben[3] und diese Auffassung durch Karsten und Greshoff auch experimentell gestützt; Westermaier's Hypothese betreffs der „Pumpwirkung" ist auf keine experimentelle Thatsache begründet und sehr unwahrscheinlich.

Hierher gehören auch die eigentümlichen, nur im Wasser entwickelten, mit großen Intercellularräumen versehenen und mit der Spitze nach oben gerichteten Wurzeln, die sich bei einigen Jussiaea-Arten finden[4]. Man hat sie früher für Schwimmorgane gehalten, eine Auffassung, von der sich leicht zeigen läßt, daß sie unzutreffend ist. Sie sind begrenzten Wachstums, meist unverzweigt und können bei J. salicifolia eine Länge von 20 cm erreichen. Offenbar dienen sie dem Gasaustausch. Sie entstehen nur im Wasser oder in nassem Boden. Eine Papilionacee Sesbania aculeata besitzt ähnliche Wurzeln[5].

b) Assimilations- und sproßbildende Wurzeln der Podostemaceen[6].

Die Podostemaceen sind eine durch vielfache merkwürdige Anpassungen ausgezeichnete Gruppe von Wasserpflanzen, die auf Steinen in rasch strömendem Wasser wachsen. Die Wurzeln — wenn solche überhaupt vorhanden sind — können deshalb nicht in das Substrat eindringen, damit steht es offenbar im Zusammenhang, daß sie mancherlei anderen Funktionen dienstbar gemacht werden; es trägt

---

[1]) Außerdem giebt es keine durchgreifenden anatomischen Differenzen zwischen Wurzel und Sproß. Das gewöhnliche Schema der Sproßstruktur findet z. B. keine Anwendung auf manche Utricularieen und Stylidieen.

[2]) Vgl. G. Karsten, Über die Mangrovevegetation im Malayischen Archipel. Biblioth. Botanica, Heft 22, 1891, p. 51.

[3]) Goebel, Über die Rhizophorenvegetation. Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. zu Rostock, 1886. — Über die Luftwurzeln von Sonneratia, Ber. der Deutschen bot. Gesellsch. Bd. IV, 1886 und S. I.

[4]) Vgl. die Abbildungen und Beschreibung in S. II, p. 259 ff., daselbst weitere Litteratur.

[5]) Vgl. Scott, On the floating roots of Sesbania aculeata, Pers. Annals of botany I, p. 306. Auch bei dieser Pflanze handelt es sich meiner Auffassung nach nicht um Schwimm- sondern um Atemwurzeln.

[6]) Vgl. Warming, Familien Podostemaceae I—V. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter 1881, 1882, 1888, 1891, 1899, ferner S. II, p. 321 ff. und die dort angeführte Litteratur.

dazu auch der Umstand bei, daß sie dem Lichte ausgesetzt sind und ergrünen. Chlorophyllbildung kann auch bei manchen sonst nicht grünen Wurzeln auftreten, wenn sie am Lichte wachsen (Menyanthes trifoliata, Mirabilis Jalappa u. a.), während andere Endwurzeln dazu nicht imstande sind. Die Wurzeln der Podostemeen sind wohl alle chlorophyllhaltig und manche sind geradezu als Assimilationsorgane ausgebildet. Ein Beispiel sei angeführt (nach Warming).

Dicraea elongata und D. algaeformis haben zweierlei Wurzeln: die einen breiten sich auf dem Substrate aus, von dem sie durch Wurzelhaare [1]) und Hapteren (p. 432) festgeheftet sind. Die anderen flottieren frei im Wasser, ähnlich wie viele an ihrer Basis angeheftete Meeresalgen. Offenbar haben sie keine geotropische Reizbarkeit (die auch den meisten Meeresalgen zu fehlen scheint). Diese Wurzeln produzieren auch hier in progressiver (akropetaler) Reihenfolge Laubsproßanlagen, welche endogen, aber weit von dem centralen Wurzelcylinder (mit dem sie erst später in Gewebekommunikation treten) entfernt angelegt werden. Diese Sprosse erreichen aber nur eine geringe Ausbildung und treten in ihrer Bedeutung für die Assimilation jedenfalls weit zurück gegen die reichlich mit Chlorophyll versehenen Wurzeln. Diese haben offenbar ein begrenztes Wachstum, im Gegensatz zu den dem Substrat angeschmiegten nicht metamorphen Wurzeln. Sie sind bei D. elongata rund, bei D. algaeformis dagegen platt, bandförmig, im Aussehen einem Laubblatt ähnlich. Die Wurzelhaube ist nur wenig entwickelt und offenbar rudimentär. Die Blattähnlichkeit dieser sonderbaren Wurzeln von D. algaeformis wird noch erhöht dadurch, daß zuweilen auf der einen Seite dieser Blattwurzeln (welche ein Analogon der Phyllocladien darstellen, da wie bei den letzteren die Sproßachse, hier die Wurzelachse blattförmig gestaltet ist), ein dem Palissaden-Parenchym ähnliches Gewebe sich entwickelt. Die Wurzeln weichen hier also in Gestalt, Wachstumsrichtung und Funktion vollständig von dem gewöhnlichen Verhalten ab, ihre abweichende Ausbildung ist offenbar unter der Einwirkung des Lichtes zustande gekommen, man findet auch sonst die Podostemeenwurzeln einerseits auf der Lichtseite, andererseits auf der Substratseite abgeflacht. Bei der Wurzel, deren Querschnitt in Fig. 102 abgebildet ist, tritt der dorsiventrale Charakter schon deutlich zu Tage, wir sehen auch hier wie bei den unten zu erwähnenden Orchideenluftwurzeln bei der einen Form das nur angedeutet, was bei einer verwandten in auffallender Weise auftritt. Die Abflachung geht am weitesten bei Hydrobryum, einer kleinen Form, bei der die Wurzeln flache, dem Stein fest anhaftende Krusten bilden, auf deren Oberfläche die Sprosse entspringen, eine merkwürdige Ausbildung, bei der es natürlich auch nicht mehr zu einer eigentlichen Wurzelhaube kommt. Hier sind die Wurzeln als Haftorgane, ferner für die Assimilation und als Hervorbringer der Sprosse von Bedeutung, die letztere Bedeutung kommt ihnen auch bei anderen Podostemeen zu, bei denen die Umbildung der Wurzeln weniger weit gegangen ist (vgl. Fig. 293). Alles in allem stellen die Podostemeenwurzeln wohl eines der auffallendsten Beispiele dafür dar, wie die Gestaltveränderung mit der geänderten Funktion Hand in Hand geht.

c) Luftwurzeln der Cycadeen. Merkwürdige Wurzelbildungen, die näherer Untersuchung bedürfen, treten bei vielen (vielleicht allen) Cycadeen

[1]) Diese entstehen bei den Podostemeenwurzeln nur auf der Substratseite. Ob dabei das Licht, welches auf der Oberfläche die Bildung der Wurzelhaare verhindern könnte oder „Kontaktreize“ in Betracht kommen, ist unbekannt.

auf. Es sind Wurzeln, welche über die Erde treten resp. nahe der Erdoberfläche auftreten und sich hier wiederholt gabelig verzweigend zu korallenstockähnlichen Gebilden werden. In Fig. 315 *II* ist ein Stück einer Keimpflanze von Macrozamia Fraseri abgebildet. Aus dem dicken rübenförmigen Hypokotyl entspringen auf jeder Seite nahe der Bodenoberfläche einige nach oben wachsende (negativ geotropische?) Wurzeln. Die Anschwellung der Spitze deutet auf beginnende Verzweigung. Viel kürzer und viel früher verzweigt sind die Seitenwurzeln an der in Fig. 315 *I* der Oberfläche nahe gewachsenen Wurzeln von Ceratozamia robusta. Die Korallenwurzeln treten hier wie bei Cycas u. a. oft in ungeheurer Menge auf, sie weichen von den Bodenwurzeln durch ihre gabelige Verzweigung ab. Da wir bei anderen Pflanzen (Mycorrhizen mancher Coniferen, den Korallenwurzeln von Alnus) eine ähnliche abnorme Ausbildung der Wurzeln auf Infektion durch niedere Organismen zurückführen können, so lag auch bei den Cycadeen eine solche Annahme nahe. So betrachtet denn auch Janczewski[1]) die Dichotomie bei Cycas als einen „pathologischen Prozeß“, hervorgerufen durch „ein endophytes Nostoc“, Reinke[2]) hat zuerst in den Intercellularräumen der Wurzelrinde solcher Cycadeenwurzeln eine Anabaena nachgewiesen. Daß aber nicht, wie Janczewski annahm, diese Cyanophycee die Ursache der Wurzelgabelung sein kann, und noch viel weniger die des Auftretens der merkwürdigen Luftwurzeln[3]), ergiebt sich daraus, daß das Auftreten der Anabaena keineswegs ein konstantes ist. Auch andere niedere Organismen (Pilze, Bakterien) gelang es mir — bei einer allerdings nur wenig eingehenden Untersuchung — nicht als k o n s t a n t e Bewohner und etwaige Veranlasser der Cycadeenluftwurzeln nachzuweisen. Ich möchte deshalb z u n ä c h s t annehmen, daß wir es mit normal auftretenden Vegetationsorganen zu thun haben, deren Eigentümlichkeit darin besteht, daß sie mit der Atmosphäre in Berührung treten, und die also wahrscheinlich auch als „Pneumatophoren“ zu betrachten sind. Jedenfalls ist kaum etwas damit gewonnen, wenn man sie mit einigen Autoren als „atavistische“ Bildungen betrachtet. Die Cycadeen sind den Farnen verwandt, dichotome Wurzelverzweigung findet sich bei diesen aber nicht, wenn man nicht etwa Isoëtes zu den Farnen rechnen will. Nur experimentelle Untersuchung kann über die Bedeutung der Cycadeenluftwurzeln nähere

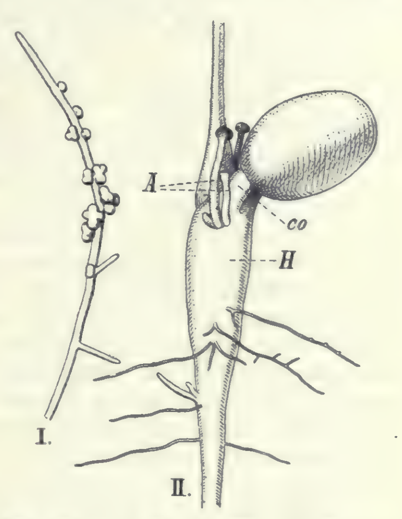


Fig. 315. *I* Wurzel von Ceratozamia robusta (nat. Gr.) mit normalen Seitenwurzeln (unten) und korallenförmig verzweigten Luftwurzeln. *II* Keimpflanze von Macrozamia Fraseri (auf $^1/_2$ verkleinert). Aus dem hypokotylen Glied entspringen neben der Ansatzstelle des Kotyledons (*c*) nach oben wachsende Luftwurzeln.

---

[1]) Bot. Zeitung 1874, p. 115.

[2]) Göttinger gel. Nachrichten 1872, p. 109, Bot. Zeit. 1879, p. 473.

[3]) A. Schneider (Mutualistic symbiosis of algae and bacteria with Cycas revoluta. Botan. Gazette, Vol. 19, p. 24) fand in den äußeren Zellen der Korallenwurzeln von Cycas revoluta Bakterien, was natürlich zunächst weder eine „Symbiose“, noch einen ursächlichen Zusammenhang mit dem Auftreten dieser Wurzeln beweist.

Auskunft geben; es braucht sich bei an die Luft tretenden Wurzeln ja nicht gerade immer um Sauerstoffgewinnung zu handeln.

d) Epiphyten. Die in den Tropen so reich entwickelte Genossenschaft der Epiphyten befindet sich betreffs ihrer Ernährung und Befestigung vielfach unter anderen Bedingungen, als die in der Erde wurzelnden Gewächse, und das hat auch vielfach zu einer abweichenden anatomischen und morphologischen Ausbildung des Wurzelsystems geführt. Da die Epiphyten in der botanischen Litteratur wiederholt zusammenfassend in letzter Zeit bearbeitet worden sind [1]), so genügt hier eine kurze Hervorhebung der in organographischer Beziehung wichtigsten Verhältnisse. Bezüglich des anatomischen Baues sei nur erinnert an den merkwürdigen wasseraufsaugenden Apparat, der im „Velamen" vieler Orchideenluftwurzeln und dem einiger Aroideen vorliegt, und daran, daß auch die Wurzelhaare vielfach andere Eigenschaften angenommen haben als die der Bodenwurzeln. Letztere sind gegen Austrocknung außerordentlich empfindlich, was bei vielen an Epiphytenwurzeln vorkommenden Wurzelhaaren nicht der Fall ist. Die älteren Wurzelhaare sind namentlich bei vielen epiphytischen Farnen braun gefärbt, ihre Wände sind unterhalb der Spitze mit gegen die Einwirkung von Schwefelsäure und kochender Kalilauge widerstandsfähigen Substanzen „inkrustiert", die sie offenbar auch gegen Austrocknung widerstandsfähig machen. Auch dienen die Wurzelhaare hier teilweise zum kapillaren Festhalten von Wasser. Bei Antrophyum cayennense [2]) z. B. ist die Sproßachse ganz verhüllt durch einen dichten rötlichen Wurzelfilz, der zustande kommt namentlich durch die zahlreichen frei zu Tage tretenden Wurzelhaare, die einen sich mit Wasser vollsaugenden Wurzelschwamm bilden; auch bei vielen epiphytischen Orchideen sind die Wurzelhaare eigentümlich ausgebildet [3]).

In physiologischer Beziehung ist namentlich das geotropische Verhalten von Interesse. Viele Orchideenluftwurzeln haben sich der geotropischen Reizbarkeit überhaupt entledigt, bei anderen tritt sie in eigenartiger Weise auf. Einige der merkwürdigsten Ausbildungsformen seien im folgenden angeführt.

α) Nestwurzeln. So bezeichnen wir negativ geotropische, aus dem Substrat hervorwachsende Wurzeln, welche nestähnliche Massen bilden, zwischen denen sich Humus anhäuft. Sie finden sich bei einigen Aroideen (z. B. Anthurium Hügelii u. a.) und Orchideen (Grammatophyllum speciosum, Cymbidium-Arten, Aeriopsis javanica [4]) u. a.).

β) Assimilationswurzeln. Die dem Lichte ausgesetzten Epiphytenwurzeln enthalten meist Chlorophyll, aber wo zahlreiche und gut entwickelte Blätter vorhanden sind, gewöhnlich nur in verhältnismäßig geringer Menge. Bei einigen Orchideen aber kommen sie als Assi-

---

[1]) Vergl. SCHIMPER, Die epiphytische Vegetation Amerikas (Bot. Mitteil. aus den Tropen I), GOEBEL, S. I.

[2]) GOEBEL, Flora, 82. Bd., 1896, p. 73.

[3]) Nach MOLISCH (Bot. Jahresber. 1887) sollen sie „verholzt" sein. Frei herabhängende Orchideenluftwurzeln bilden meist (aber keineswegs bei allen Arten) keine Wurzelhaare, diese treten in feuchter Luft bei den gewöhnlich angeschmiegt wachsenden Luftwurzeln (Vanilla, Phalaenopsis u. a.) auch dann auf, wenn diese mit dem Substrat nicht in Berührung sind.

[4]) Hier sind die zahlreichen, dicht stehenden negativ geotropischen Wurzeln dünn und mit kurzen, abstehenden Seitenwurzeln bedeckt. Alles Wasser, welches von oben an der Baumoberfläche herunterfließt, wird durch das Wurzelgeflecht filtriert, aber größere Objekte kann es nicht festhalten (vergl. BACIBORSKI, Flora, 85. Bd., 1898, p. 352.

milationsorgane wesentlich, teilweise sogar ausschließlich in Betracht und zeigen dann auch entsprechende Änderungen ihres anatomischen Baues — vor allem dorsiventrale Ausbildung[1]) — und ihrer Gestalt. Es sei zunächst die Wurzelbildung bei der Gattung Phalaenopsis kurz besprochen. In Fig. 316 *I—III* sind Wurzelquerschnitte dreier Arten abgebildet. Ph. Esmeralda hat Wurzeln, die man als dorsiventral nicht bezeichnen kann, sie kommen auch als Assimilationsorgane wohl wenig in Betracht, werden aber, abgesehen von ihrer wasseraufnehmenden Thätigkeit, als Wasserspeicher in der trockenen Zeit (in welcher die Pflanze ihre Laubblätter verliert) von Bedeutung sein. Ausgesprochen abgeflacht und dorsiventral sind dagegen die Wurzeln bei Ph. Lüddemanniana (Fig. 316 *II*).

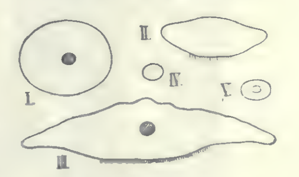


Fig. 316. Wurzelquerschnitte (alle bei derselben schwachen Vergr. gezeichnet). *I* Phalaenopsis Esmeralda; *II* Ph. Lüddemanniana; *III* durch die ausgewachsene, *IV* und *V* durch die junge Wurzel (d. h. kurz hinter dem Vegetationspunkt) von Ph. Schilleriana. Der centrale Leitbündelcylinder der Wurzel in *II* und *III* schraffiert.

Die Wurzelhaare dieser den Baumästen anliegenden Wurzeln bilden sich nur auf der Unterseite, auch hier, wie in der Figur angedeutet ist, nur auf dem mittleren Teile[2]). Diese Abflachung wird noch bedeutend gesteigert bei Ph. Schilleriana (Fig 316 *III* und Fig. 317), deren meterlange, den Baumästen angeschmiegte Wurzeln ein sehr sonderbares Aussehen haben; es ist das Rindengewebe zu beiden Seiten des Leitbündelcylinders mächtig entwickelt, eine Einrichtung, die auch dadurch von Vorteil sein wird, daß Wasser auf der Unterseite der flachen Wurzel kapillar festgehalten wird. Die Abflachung beginnt schon sehr früh, wahrscheinlich ist schon der Querschnitt des Wurzelvegetationspunktes[3]) nicht mehr kreisrund, sondern elliptisch. Die Wasseraufnahme ist der Hauptsache nach auf die Unterseite verlegt, während die Oberseite zum Schutz gegen starke Transpiration ausgebildet ist. Dies spricht sich deutlich im anatomischen Bau aus (Fig. 318). Eigentlich ist auf beiden Seiten ein zweischichtiges „Velamen“ vorhanden, unter welchem die „Exodermis“ liegt. Die Außenwände der letzteren sind auf der Oberseite mächtig, auf der Unterseite nur wenig verdickt. Das Velamen ist nur auf der Unterseite als aus leeren, dünnwandigen, mit Faserverdickungen versehener Wasseraufsaugeapparat entwickelt. Auf der Oberseite ist die äußere, dünnwandige Velamenschicht wohl ziemlich bedeutungslos, die innere hat sich zu dickwandigen Zellen umgebildet. Dem entspricht auch, daß die für das Velamen der Orchideenluftwurzeln charakteristischen „Durchlüftungsstreifen“ sich nur auf der Unterseite finden. Es wurde schon p. 212 darauf hingewiesen, daß die Abflachung mancher Orchideenluftwurzeln durch das Licht (der anatomische Bau wohl auch durch Transpirationsverhältnisse) bedingt wird, während sie bei anderen

---

[1]) Vergl. JANCZEWSKI, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. d. scienc. nat., VII., Ser. 2, ferner S. I, p. 197 und II, p. 351.

[2]) Die Faktoren, welche die Lokalisierung der Wurzelhaare auf die Unterseite bedingen, sind näher zu untersuchen: Eine Substratwirkung kann nicht in Betracht kommen, da auch an freien Phalaenopsis-Wurzeln in feuchter Luft Wurzelhaare nur auf der Unterseite entstehen. Es dürfte die ursprünglich durch das Licht hervorgerufene Dorsiventralität hier der ausschlaggebende Faktor sein.

[3]) Ich habe nur eine Wurzelspitze untersucht. Fig. 316 *IV* giebt einen nahe derselben geführten Querschnitt wieder.

„erblich fixiert" ist. Bei Ph. Schilleriana ist die Abflachung der Wurzel nicht durch das Licht bedingt, ein in einer undurchsichtigen Röhre entwickeltes, ganz chlorophyllloses, mehrere Centimeter langes Stück war ebenso abgeflacht, wie die am Lichte entwickelten Teile, dagegen war die Wandverdickung namentlich der Exodermis eine bedeutend geringere — sonstige anatomische Differenzen seien hier übergangen. Bei manchen Phalaenopsis-Arten gehen die Blätter in der trockenen Jahreszeit zu



Fig. 317. Stück einer Baumrinde, an welcher dicht angepreßt die stark abgeflachten Wurzeln von Phalaenopsis Schilleriana wachsen. Die an zwei Wurzeln sichtbaren Einschnürungen sind durch Wachstumsunterbrechungen veranlaßt (1/2 nat. Gr.).

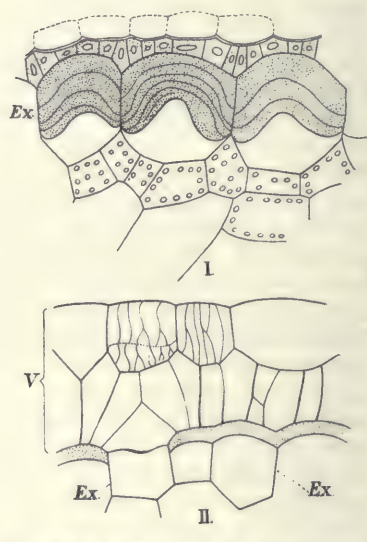


Fig. 318. Phalaenopsis Schilleriana, Querschnitte. *I* durch die Ober-, *II* durch die Unterseite einer Wurzel. *Ex* Exodermis, *V* Velamen.

Grunde, es bleiben nur die grünen Wurzeln, welche gegen Wasserverlust gut geschützt sind, und der Sproßvegetationspunkt zurück. Dies Verhalten leitet uns über zu den Fällen, in denen die Blätter zu chlorophylllosen Schuppen verkümmert, die Wurzeln die einzigen Assimilationsorgane sind. So ist es bei Taeniophyllum-Arten, ferner Angraecum fasciola u. a.; Laubblätter entstehen bei Taeniophyllum[1]) nicht einmal mehr bei der Keimung und wie sehr die Wurzeln dem Lichtleben angepaßt sind, zeigt sich auch daran, daß sie bei Taeniophyllum bei Lichtabschluß überhaupt nicht wachsen (nach Wiesner).

γ) Haftwurzeln. Bei einigen Epiphyten, welche imstande sind, durch die Blätter größere Mengen von Wasser und darin gelösten Stoffen aufzunehmen, dienen die Wurzeln nur noch als Befestigungsapparate.

---

[1]) Betreffs der Gestaltungsverhältnisse vgl. S. I. — Das dort abgebildete Taeniophyllum ist nicht T. Zollingeri (von dem die abgebildeten Keimlinge stammen), sondern eine der in der Bergregion wachsenden Formen, bei welchen die Assimilationswurzeln zum Teil herabhängen.

Sie sind nicht imstande, den Wasserbedarf zu decken, ihre Leitungsbahnen sind wenig, das mechanische Gewebe stark ausgebildet. Solche Haftwurzeln finden sich bei einigen Tillandsia-Arten (T. bulbosa u. a.) und einigen anderen (nicht allen!) epiphytischen Bromeliaceen, daß Tillandsia usneoïdes die Wurzeln ganz verkümmern läßt, wurde oben schon hervorgehoben. Ähnliche Haftwurzeln finden sich bei vielen

e) Kletterpflanzen, von denen hier die Wurzelkletterer in Betracht kommen, sie lassen sich von den Epiphyten nicht scharf trennen. Wir finden hier vielfach eine Arbeitsteilung der Wurzeln, wie sie am längsten beim Epheu bekannt ist, in Haftwurzeln und Nährwurzeln. Unter Haftwurzeln verstehen wir auch hier solche, die lediglich als Haftorgane dienen, ihre Funktion der Nahrungsaufnahme also entweder ganz oder doch der Hauptsache nach aufgegeben haben, man kann sich bei einem durch Haftwurzeln an eine Mauer angehefteten Epheu z. B. leicht überzeugen, daß die Sprosse, wenn ihre Verbindung mit den (hier in der Erde vorhandenen) Nährwurzeln unterbrochen ist, verwelken. Die Nährwurzeln dagegen kommen nur für die Nahrungszufuhr in Betracht. Die Haftwurzeln [1]) unterscheiden sich von den Nährwurzeln dann nicht nur durch ihre geringere Länge und Dicke, ihre kürzere Lebensdauer und abweichenden anatomischen Bau, sondern auch durch abweichende physiologische Eigenschaften, sie haben die geotropische Empfindlichkeit ganz oder größtenteils verloren, dafür ist aber der negative Heliotropismus und die Empfindlichkeit für Kontaktreize bei manchen Haftwurzeln beträchtlich stärker als bei Erdwurzeln [2]). In letzterer Beziehung seien namentlich die Wurzeln hervorgehoben, die Mohl [3]) als „Wurzelranken" bezeichnet hat, weil sie um dünne Stützen sich ähnlich wie Ranken herumwickeln können. Diese „Wurzelranken" sind allerdings nicht immer nur Haftwurzeln, Mohl hat sie namentlich bei einer Vanille-Art (Vanilla aromatica) beobachtet, sie hängen hier gerade gegen die Erde herab, wenn der Zweig, aus dem sie entspringen, frei in die Luft hinaushängt, dringen, wenn um einen Baumstamm geschlungen ist, in die Ritzen desselben ein und winden sich, wenn sie mit einer dünnen Stütze in Berührung kommen, als Ranke um dieselbe. Ähnlich ist es bei Melastomaceen, Medinilla radicans, Dissochaeta u. a., bei letzteren dienen die Rankenwurzeln ausschließlich als Haftwurzeln.

Die Verschiedenheit im Verhalten von Haftwurzeln und Nährwurzeln sei an einem Einzelfall geschildert. Die Haftwurzeln von Philodendron melanochrysum (Fig. 319) umwinden dicke Baumstämme als horizontale Taue, sie sind nicht geotropisch, negativ heliotropisch und gegen Reibungs- (Kontakt-)Reize sehr empfindlich. Die Nährwurzeln sind dicker als die Haftwurzeln, sie entspringen auch nicht wie diese auf der dem Substrate zugekehrten, sondern auf der Vorderseite der Philodendron-Sproßachse, sie wachsen nach dem Boden herunter, hier meist dem Substrat angeschmiegt, bei anderen Aroideen frei durch die Luft. Der Leitbündelcylinder dieser Nährwurzeln zeigt viel Gefäße, wenig Sklerenchym, der viel weniger entwickelte der Haftwurzeln wenige und enge Gefäße und viel Skleren-

---

[1]) Vgl. darüber auch Went, Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Ephiphyten. Annales du jardin botan. de Buitenzorg, T. XII, 1893.

[2]) Inwieweit auch positiver Hydrotropismus in Betracht kommt, wie ich schon früher vermutete (S. I, p. 160), bleibt experimentell näher festzustellen.

[3]) Mohl, Über den Bau und das Winden der Ranken- und Schlingpflanzen 1827 p. 46 u. 49. Treub, Sur les plantes grimpantes, Ann. du jardin bot. de Buitenzorg T. III, Went a. a. O.

chym. Es ist klar, daß die Nährwurzeln erst gebildet werden können, wenn die Pflanze eine gewisse Größe erreicht und das zur Bildung der Nährwurzeln erforderliche Baumaterial bereit hat und daß die Nährwurzeln andererseits dazu beitragen, daß manche hierher gehörige Kletterpflanzen eine so bedeutende Größe erreicht haben. Bei den Kletterpflanzen, welche den Zusammenhang mit dem Boden und damit das ursprüngliche Wurzelsystem bald verlieren, oder welche von Anfang an sich auf Bäumen, nicht im Boden ansiedeln, wird also anzunehmen sein, daß aus Erdwurzeln zunächst Haftwurzeln, aus diesen Nährwurzeln entstanden, eine Auffassung, welche auch durch bei einigen Aroideen vorkommende Mittelbildungen zwischen Haft- und Nährwurzeln gestützt wird (vgl. WENT a. a. O.). Dasselbe gilt für andere Kletterpflanzen. Die Pandanee Freycinetia imbricata hat keine Nährwurzeln, sondern nur Haftwurzeln, bei Fr. javanica können sich die Haft- zu Nährwurzeln ausbilden, Fr. Bennettii hat gut ausgebildete Nährwurzeln. Haftwurzeln finden sich auch sonst noch bei einer ganzen Anzahl von Kletterpflanzen, Clusiaceen, Artocarpeen, Bignoniaceen, Asclepiadeen u. a.

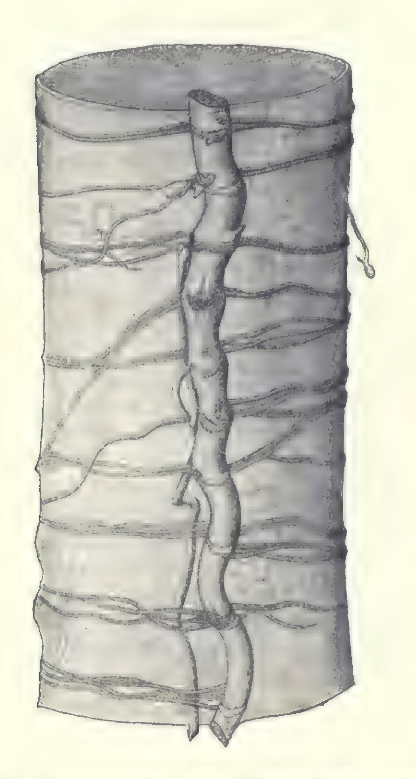


Fig. 319. Stengel von Philodendron melanochrysum mit vertikalen Nähr- und horizontalen Haftwurzeln. $^1/_6$ nat. Gr. Nach Went (aus Schimper, Pflanzengeographie).

f) Wurzeln als mechanische Schutzorgane (Dornwurzeln). Wie Blätter und Sprossen, so können auch Wurzeln zu Dornen umgebildet werden. Beispiele dafür sind für Monokotylen und Dikotylen bekannt.

1) Unter ersteren sind seit lange bekannt die Palmen Acanthorhiza[1]) und Iriartea. Acanthorhiza besitzt in der unteren Stammregion normale, in den Boden eindringende Wurzeln, in der oberen bilden sich schwächere, deren Wurzelhaube verloren geht, während die Zellmembranen mit Ausnahme der Siebröhren verholzen und die Zellen der äußeren Rinde sklerenchymatische Struktur annehmen. Bei Iriartea sind es Nebenwurzeln, die zu kleinen Stachelspitzen verdornen.

Sodann ist zu nennen Dioscorea prehensilis[2]). Diese merkwürdige Pflanze besitzt Knollen, die von einem Geflecht von Dornwurzeln umgeben sind, die hier aber im Boden sich befinden, nicht wie bei den

---

[1]) FRIEDRICH, Über eine Eigentümlichkeit der Luftwurzeln von Acanthorhiza aculeata. Acta horti Petropolitani. Pars VII; 1881 (mir nur aus Ref. bekannt). Vgl. auch RUSSOW, Über Pandanus odoratissimus in dessen vergl. Unters. p. 53, 54.

[2]) SCOTT, On two new instances of spinous roots. Annals of botany Vol. XI, p. 327.

oben erwähnten Beispielen oberhalb desselben. Es ist nicht zu bezweifeln, daß diese Dornen einen sehr wirksamen mechanischen Schutz gegen Tiere darstellen. Ähnliche Verhältnisse finden sich vielleicht bei D. spinosa.

Eine südafrikanische Moraea-Art (Iridee) hat an der Stammbasis ein dichtes Netzwerk von Dornwurzeln, das an die Bekleidung eines Igels erinnert, auch hier scheint das Dornwurzelsystem unterirdisch zu sein.

Von den Dikotylen ist nur ein hierhergehöriges bekannt: das der merkwürdigen Rubiacee Myrmecodia, welche von TREUB[1]) eingehend untersucht worden ist. Die Dornen, welche auf der Außenseite der Knolle und den schildförmigen Erhebungen des Stammes, welche die Blätter tragen, stehen, sind metamorphe Wurzeln, die ihre Wurzelhaube ebenfalls verlieren.

g) Speicherwurzeln sind solche, die zur Aufspeicherung von Reservestoffen benützt werden. Je nach dem Maße, in dem dies geschieht, weichen sie von den gewöhnlichen Erdwurzeln auch in der Gestalt mehr oder minder ab, sie entwickeln, wo beträchtliche Mengen von Reservestoffen abzulagern sind, zur Aufnahme derselben Parenchym und gewinnen dadurch vielfach eine fleischige Beschaffenheit. Diese kann sich entweder auf die ganze Wurzel erstrecken, wie bei den als „Knollen“ und „Rüben“ bezeichneten oder nur auf einzelne Stücke, die dann durch Stücke, die den gewöhnlichen Wurzelcharakter tragen, von einander getrennt sind. So z. B. bei der Cucurbitacee Tladiantha dubia, wo die knollenförmig verdickten Wurzelstücke ausdauern, während die übrigen zu Grunde gehen. Bildet sich die ganze Wurzel zur Knolle um, so verschwindet dabei auch die Wurzelhaube, so bei den Knollen von Ranunculus Ficaria und denen der Ophrydeen. Eine eingehende Besprechung der Speicherwurzeln gehört mehr in das Gebiet der Anatomie. Nicht alle fleischig ausgebildeten Wurzeln dienen übrigens als Speicherwurzeln, wenigsten bei den fleischigen (vorzugsweise als „Zugwurzeln“) in Betracht kommenden Wurzeln von Oxalis tetraphylla scheint dies nicht oder doch nicht in erheblichem Grade der Fall zu sein [2]). (Vgl. auch das oben über Zugwurzeln Angeführte.)

Anmerkung. Ich übergehe hier die Mykorrhizenbildung, da die Besprechung derselben ohne ausführlicheres Eingehen auf anatomische und experimentell-physiologische Fragen — welche außerhalb des hier festgehaltenen Rahmens liegen — unthunlich ist. Die obigen Beispiele sollen nur erläutern, wie in einer Anzahl von Fällen Funktion und Organausbildung zusammenhängen — gerade bei den Wurzeln tritt dies besonders deutlich hervor.

§ 6. Entwicklungsperiode der Wurzeln.

Bei Pflanzen mit periodisch unterbrochener Vegetation ist natürlich auch die Entwicklung der Wurzeln auf bestimmte Zeit verteilt und zwar läßt sich im allgemeinen sagen, daß die Entwicklung der Wurzeln der der oberirdischen Pflanzenteile vorauszueilen pflegt, eine Thatsache, die ja schon bei den meisten Keimpflanzen deutlich hervortritt und deren biologische Bedeutung selbstverständlich ist.

---

[1]) Annales du jardin botanique de Buitenzorg. T. III, 1883, p. 129. — Daselbst weitere Litteratur.

[2]) Vgl. RIMBACH, Ber. der deutschen bot. Gesellsch., 1899, p. 28.

Scharf ausgeprägt ist die Periodizität der Wurzelentwicklung, namentlich bei Zwiebel- und Knollenpflanzen, da bei ihnen die Wurzelbildung auf einen kurzen Zeitraum beschränkt zu sein pflegt. Bei Ranunculus Ficaria werden sie (die nötige Feuchtigkeit etc. vorausgesetzt) schon Ende Juni angelegt, an den Zwiebeln von Fritillaria imperialis im August, die Mehrzahl der anderen Zwiebelpflanzen dürfte die Wurzeln gleichfalls im Herbst vor dem Austreiben entwickeln. Tulipa silvestris z. B.[1]) treibt im September 20—30 fadenförmige Wurzeln ohne Wurzelhaare, im Juni sterben sie (wie auch die oberirdischen Teile) ab; eine längere Dauer der Wurzeln bei Zwiebelpflanzen dürfte sich nur bei solchen finden, die, wie Leucojum vernum, dauernd feuchte Standorte bewohnen, hier leben die Wurzeln 2—3 Jahre.

Auf verschiedene Zeitpunkte verteilt ist die Wurzelbildung bei solchen Zwiebel- und Knollenpflanzen, wo es sich um Wurzeln verschiedener Funktion handelt (vgl. p. 472). Die „Nährwurzeln" der Crocusknollen (Fig. 312) z. B. entstehen im Herbst, die „Zugwurzeln" im Frühling, wenn die neue Knolle fertig ist.

Bei den Bäumen lassen sich[2]) im allgemeinen zwei Perioden der Wurzelbildung unterscheiden: die eine im Herbst, die andere im Frühjahr, vor dem Austreiben der Blätter. Beide sind durch winterlichen Stillstand getrennt, der hier aber nicht, wie bei den Sprossen, als eine von äußeren Faktoren nicht direkt veranlaßte Ruheperiode, sondern nur als eine durch das Sinken der Temperatur veranlaßte Hemmung zu betrachten ist: bei mildem Wetter findet auch im Winter offenbar Entwicklung und Wachstum von Wurzeln statt. Bei Tilia europaea z. B. findet im August, September und Oktober eine fortwährende Ausbildung des Wurzelsystems statt, die Kälte unterbricht dieselbe; im Dezember waren (in einem speciellen Falle), entsprechend dem milden Winter, wieder neue Wurzeln erschienen. Die Periode stärksten Wachstums fiel in den April, vor dem Austreiben der Sprosse. Nicht alle Bäume verhalten sich aber gleich, bei der Eiche z. B. findet im Frühjahr kein starkes Wurzelwachstum statt, erst im Juni zeigen sich neue Wurzelfasern, und die Perioden stärksten Wachstums fallen in den Oktober. Offenbar stehen die Differenzen (soweit sie sich als konstant erweisen sollten) in engster Beziehung zur Gesamtökonomie jeder Pflanze; aber gerade über das Zusammenwirken der einzelnen Organe sind wir vielfach nur sehr unvollständig unterrichtet.

2) Der Sproß.

Eine allgemeine Charakteristik der Sproßbildung wurde im § 2 des allgemeinen Teiles gegeben, auf welche hier verwiesen werden kann. Für die Gestaltung der Sprosse ist in den meisten Fällen die Ausbildung der Blätter so wichtig, daß es geraten erscheint, zunächst diese zu besprechen und daran die Schilderung der verschiedenen Ausbildungsformen der Sprosse anzuknüpfen.

A. Blattbildung.

Einleitung. Im allgemeinen Teile wurde (p. 10 ff.) auf die Charakteristik der Blätter näher eingegangen, im speciellen (p. 261 ff.) für

---

[1]) Vgl. Rimbach, a. a. O.

[2]) Vgl. Resa, Über die Periode der Wurzelentwicklung. Dissert. Leipzig 1871.

die Bryophyten gezeigt, daß bei ihnen die Blattbildung (von blattlosen Formen ausgehend) offenbar wiederholt und auf verschiedenem Wege eingetreten ist. Wie die Blattbildung bei den Pteridophyten und Samenpflanzen „phylogenetisch“ zustande gekommen ist, wissen wir nicht, daß sie mit der Blattbildung der Moose (die der geschlechtlichen Generation angehört) nichts zu thun hat, ist selbstverständlich, und auf die zum Teil geistreichen Versuche, durch welche man rein hypothetisch die beblätterte Pflanze der Pteridophyten und Samenpflanzen aus dem Moossporogon abzuleiten versuchte, können wir bei dem zugemessenen Raume hier nicht eingehen.

Die auch neuerdings wiederholten Versuche, die Blätter der Farne als Zweigbildungen aufzufassen, beruhen auf ganz falschen Voraussetzungen und haben kaum mehr ein historisches Interesse — sie werden deshalb hier keine weitere Erwähnung finden.

Daß für uns das chlorophyllhaltige assimilierende Laubblatt, dessen Thätigkeit bei selbständig lebenden (autotrophen) Pflanzen erst die weitere Entwicklung ermöglicht, auch die Blattform ist, aus der die anderen (durch Funktionswechsel) abzuleiten sind, geht aus den früheren Darlegungen gleichfalls hervor (p. 5 ff.). Übrigens giebt es wohl kaum ein Laubblatt, das nicht außer der Assimilation auch noch andere Funktionen hätte. Wir sehen dabei ab von der Transpiration und heben nur die Bedeutung der Blätter als Schutzorgane für die Knospen, seien es Endknospen oder Axillarknospen, hervor, die zuweilen von verschiedenen Teilen des Blattes übernommen werden. Bei Aristolochia Sipho ist z. B. die Blattspreite um die Endknospe gefaltet, der Blattgrund schließt die Achselknospen ein. Bei anderen Pflanzen mit kleineren, mehrzeilig gestellten Blättern finden sich analoge Verhältnisse.

Kein Organ des Pflanzenkörpers tritt in solcher Mannigfaltigkeit wie die Blätter auf, weil die Beziehung derselben zu der Außenwelt die mannigfaltigsten sind. Dem entspricht auch eine reiche Verschiedenheit in der Symmetrie und der anatomischen Ausbildung der Blätter. Von letzterer sei zunächst erwähnt das Verhalten der Leitbündel, da dies teilweise zur Entscheidung der Frage, ob ein Organ als Blatt zu bezeichnen sei oder nicht, benutzt wurde.

Die große Mehrzahl der Blätter ist von einem oder mehreren, oft reich verzweigten Leitbündeln durchzogen, deren Anordnung, wie unten gezeigt werden soll, in bestimmter Beziehung zu dem Wachstum der Blätter steht, deren Funktion aber hier als bekannt vorausgesetzt werden kann.

Es giebt aber auch Blätter ohne Leitbündel, eine Vereinfachung des Baues, die wir als eine Rückbildung betrachten müssen. Sehen wir ab von den zahlreichen Fällen, in welchen Blattanlagen frühzeitig in der Entwicklung und dementsprechend auch in der Gewebegliederung stehen bleiben (die ersteren also über das „Höckerstadium“ nicht hinauskommen), ferner von den eine rudimentäre Leitbündelanlage zeigenden äußeren Knospenschuppen mancher Pflanzen, so finden wir z. B. gefäßbündellose Deckblätter der Blüten bei Utricularia orbiculata[1]). Die Schuppenblätter am Rhizom der saprophytischen chlorophylllosen Orchidee Epipogon Gmelini bestehen nach SCHACHT[2]) aus 3 Zellschichten und besitzen weder Leitbündel noch Spaltöffnungen, sie dienen nur als Schutzorgane des Vegetations-

---

[1]) GOEBEL, Morphologische und biologische Studien, Utricularia. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, T. IX, p. 55.

[2]) SCHACHT, Beitr. zur Anatomie und Physiol. der Gewächse, p. 115 ff.

punktes und haben offenbar nur eine kurze Existenz; auch die schuppenförmigen Blätter der parasitisch lebenden Cuscuta haben keine Spur eines Leitbündels [1]), ähnliche Fälle würden sich wohl von anderen Parasiten und Saprophyten anführen lassen.

Daß auch, wie hier hinzugefügt werden mag, in der Blütenregion leitbündellose Blattgebilde vorkommen, ist demgemäß nicht zu verwundern. So fehlen Leitbündel (vgl. die unten angeführte Abhandlung) bei einigen Loranthaceen, z. B. in den Kelchblättern von Gaiadendron punctatum, den Staubblättern einiger Arceuthobiaceen u. a., den Fruchtblättern der Balanophoreen. In allen diesen Fällen handelt es sich um kleine, zarte Blattgebilde, deren Gewebegliederung entsprechend vereinfacht ist. Dafür liefert auch das Verhalten der Hymenophylleen einen schlagenden Beweis. Die kleinen, sterilen Blätter von Trichomanes Motleyi [2]) haben in ihren Blattnerven keine Spur eines Gefäßbündels — die Leitungsbahnen für Wasser können hier rückgebildet sein, weil wie bei den Moosblättern Wasser direkt von außen aufgenommen wird. Die fertilen Blätter aber zeigen im Blattnerv ein mit Tracheiden (zunächst nur einer einzigen) versehenes Leitbündel. Ebenso sind die Wasserleitungsbahnen bei Ceratophyllum, einer untergetauchten Wasserpflanze, ganz reduziert, und dasselbe gilt für die Blätter der Podostemaceen, Terniola longipes, Tristicha trifaria und Tr. hypnoides (vgl. S. II, p. 340 und die dort gegebene Abbildung). Weddellina squamulosa hat an den Seitenzweigen Blätter, denen jede Andeutung eines auch noch so rudimentären Leitbündels fehlt.

Der Besitz von Leitbündeln kann somit nicht als ein für die Blätter der Pteridophyten allgemeiner betrachtet werden; ebensowenig gilt dies für die Ausbildung des chlorophyllhaltigen Blattgewebes, die, wie im folgenden kurz erwähnt werden soll, einerseits bei den Blättern selbst eine sehr variable ist, andererseits bei Phyllocladien, also Sproßachsen, in derselben Art wiederkehrt, die man als für die Blätter „typisch" zu betrachten gewöhnt ist.

Symmetrieverhältnisse im Baue der Blätter. Als typische Laubblätter sind wir zu betrachten gewohnt, solche die dorsiventral („bifacial") gebaute, meist in Form dünner Gewebsplatten entwickelte Blattspreiten besitzen. Hätte sich die Botanik statt in Europa in Westaustralien entwickelt, so würde man diese Blattform als eine zwar nicht ganz seltene, aber keineswegs als die typische beschrieben haben. Denn radiär oder auf beiden Seiten gleichgebaute Blätter (isolaterale) sind dort wohl die herrschenden, sie finden sich in den verschiedensten Familien. Es fehlt auch nicht an Übergängen zwischen dorsiventralen und isolateralen Blättern [3]).

Derartige Blätter sind meist nicht wie die dorsiventralen flach ausgebreitet, sie nehmen vielfach (wie z. B. die Sichelblätter der Eucalypten,

---

[1]) Es scheint nicht überflüssig, auf diese, großenteils schon in meiner „Vergl. Entwicklungsgeschichte" angeführten Fälle hier wieder hinzuweisen. Hat doch VAN TIEGHEM (Sur l'existence du feuilles sans meristèles dans la fleur de certaines phanérogames. Revue de botanique, T. 8, p. 482) behauptet: „Heureusement de telles (d. h. leitbündellose) racines, tiges ou feuilles n'ont jamais été rencontrées jusqu' ici dans l'appareil végétatif des Phanérogames."

[2]) G. KARSTEN, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, T. XII, p. 135.

[3]) Man vergl. z. B. die von REINKE betreffs der Leguminosen angeführten Thatsachen (PRINGSH. Jahrb., Bd. 30).

die Phyllodien der Acacien, viele Proteaceenblätter u. a.) „Profilstellung“ an, besitzen ganz oder annähernd vertikal gestellte Flächen oder weichen in ihrer Gestalt von der gewöhnlichen ab. So sind cylindrische Blätter nicht selten. In Fig. 320 ist eine Proteacee abgebildet, deren Zweige am Anfang der Vegetationsperiode einfache flache Blätter hervorbringen, später aber verzweigte von annähernd kreisförmigem Querschnitt erhalten (das ringsherum verlaufende, von zahlreichen Stabzellen durchsetzte Palissadenparenchym ist auf einer kurzen Strecke der Unterseite durch kürzere Zellen ausgezeichnet, so daß dadurch noch ein kleiner Unterschied zwischen Ober- und Unterseite sich wahrnehmen läßt.)

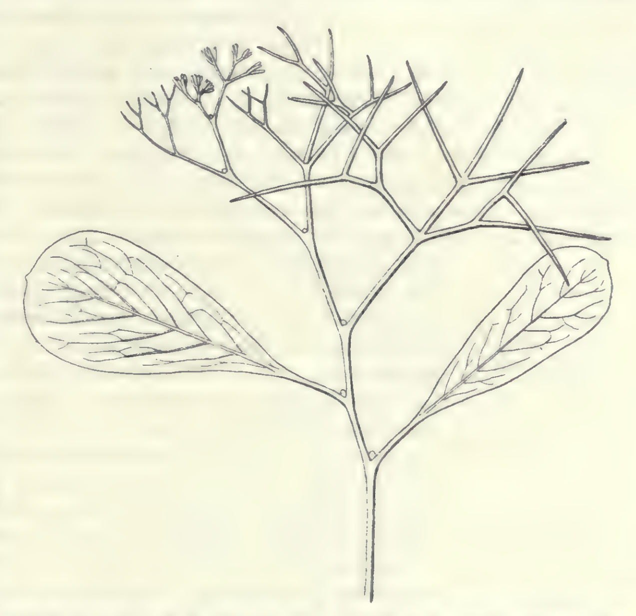


Fig. 320. Hakea trifurcata R. Br. Untere Blätter einfach und flach, obere verzweigt und cylindrisch.

Die flachen Blätter haben Ober- und Unterseite wesentlich gleich gebaut, sie sind aber gegen Wasserabgabe weniger stark geschützt. Ihre Epidermis ist nicht so dick, die Spaltöffnungen sind nicht wie bei den cylindrischen Blättern in Gruben versenkt. Mag auch die Gesamtoberfläche der cylindrischen, verzweigten Blätter hinter der der flachen nicht zurückstehen, so ist doch jedenfalls die vom Lichte getroffene Oberfläche bei letzteren größer als bei ersteren. bekanntlich wirkt das Licht aber steigernd auf die Transpiration ein, Während ich bei dieser Art keinen Übergang zwischen ganzen und geteilten Blättern beobachten konnte, ist ein solcher bei anderen Hakea-Arten, z. B. H. pectinata in oft ganz allmählicher Abstufung vorhanden. Im übrigen wird es derzeit wohl kaum gelingen, die ungemein mannigfaltige Blattgestalt der Proteaceen im einzelnen mit den Lebensbedingungen in Beziehung zu setzen, es würde dazu nicht nur die Kenntnis der Lebensbedingungen, sondern auch der ganzen Organisation der betreffenden Pflanzen notwendig sein, unter denselben äußeren Lebenbedingungen kann das Blatt einer Pflanze, das durch die Leistungen des Wurzelsystems wenig Wasser erhält, xerophil sein, das einer anderen, dem durch die übrigen Organe mehr Wasser zugeführt wird nicht, es muß das besonders hervorgehoben werden, weil neuerdings mehrfach die Anpassungfrage einseitig auf Grund der Untersuchung einzelner Organe einer Pflanze behandelt worden ist.

In Europa zeigen verhältnismäßig nur wenige Pflanzen eine radiäre oder bilaterale Ausbildung der Blätter. Es gehören dahin einmal die

„Kompaßpflanzen“ [1]), die bei intensiver Besonnung ihre Blätter in Profilstellung bringen und auf beiden Seiten gleichen Blattbau aufweisen, und andererseits eine Anzahl von Sumpfpflanzen; die schwertförmigen Blätter von Iris (deren verschiedene Arten aber keineswegs alle an nassen Standorten leben) und Acorus Calamus sind schon von vornherein in „Profilstellung“ angelegt (vergl. den Abschnitt über Blattentwicklung) bei Typha wird diese durch eine kleine Drehung der Spreite erreicht, und bei unseren Juncus-Arten ist das Blatt von kreisförmigem Querschnitt, im Innern ist es ein Röhrenblatt, d. h. enthält zahlreiche Lufträume, welche den Sauerstoff den unterirdischen Teilen zuleiten; übrigens ist klar, daß derartige Blätter, die wir nur bei Pflanzen antreffen, die an dem Licht und deshalb auch Regen und Wind frei ausgesetzten Standorten wachsen, auch den mechanischen Einwirkungen eine geringe Fläche darbieten. Die Blattbildung von Juncus findet ein Gegenstück bei den cylindrischen Blättern des (gleichfalls an feuchten Stellen lebenden) Farnkrautes Pilularia und denen zweier ausländischer Umbelliferen. Die Blätter von Crantzia und Ottoa gleichen ganz denen von Juncus-Arten, deren Blätter durch Diaphragmen quer gegliedert sind. Es handelt sich dabei wahrscheinlich um Blattformen, die durch Reduktion aus gegliederten Blättern entstanden sind. Bei Untersuchung von Crantzia linearis, die ich in Neuseeland sammelte, bemerkte ich in der That an dem jungen Blatte noch die Anlage von Seitenorganen, sie man für verkümmerte Blattfiedern halten möchte, obwohl sie nur in e i n e r, nicht, wie dies zu erwarten wäre, in 2 Reihen erscheinen; dafür spricht auch das Verhalten von Oenanthe fistulosa, an deren „röhrenförmiger“ Blattspindel die Fliederblätter in reduzierter Gestalt erscheinen. Bei Ottoa [2]), einer anderen Umbellifere fand ich am Ende der Blätter nur eine kleine Vertiefung resp. Abflachung, welche vielleicht einer äußerst rudimentär gebliebene Spreitenanlage entspricht. In dieselbe biologische Kategorie möchte ich auch die monokotylenähnlichen Blätter einiger Eryngium-Arten rechnen, die keine Phyllodien sondern, wie Übergangsformen und die

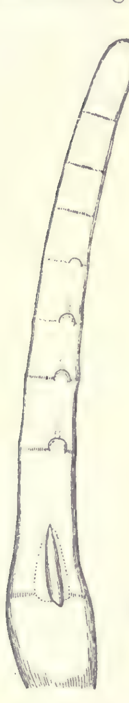


Fig. 321. Crantzia linearis. Junges Blatt, etwa 20fach vergr., unten die nur eine schmale Spalte offen lassende Blattscheide, an den durch Punktierung angedeuteten Diaphragmen eine Reihe von Höckern, wahrscheinlich verkümmerte Anlagen von Blattfiedern.

Keimungsgeschichte zeigen, aus Blättern, deren Spreite sich unter Reduktion oder Unterdrückung der Gliederung (und des Blattstiels) stark gestreckt haben, hervorgegangen sind. Ich finde bei ausgepflanzten, als Sumpfpflanzen vortrefflich gedeihenden Eryngien [3]), daß die schmalen, grasähnlichen Blätter dieselbe Drehung der Spreite vollziehen, wie sie für die von Typha und Sparganium charakteristisch ist und dadurch Profilstellung annehmen, sie sind dadurch vor starker Transpiration geschützt, wie

[1]) Vergl. STAHL, Über sogenannte Kompaßpflanzen, Jena 1881 (Jenaische Zeitschrift für Naturw., 15. Bd., N. F. VIII). HEINRICHER, Über isolateralen Blattbau, Jahrb. f. wiss. Bot., 15. Bd. Weitere Litteratur citiert bei HABERLANDT, Physiolog. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., p. 260.

[2]) S. II, p. 45.

[3]) Er. bromeliaefolium, pandanifolium u. a.

denn überhaupt „xerophile" Charaktere bei einer Anzahl von Sumpfpflanzen bekannt sind (vergl. das später über die Sproßbildung von einigen Cyperaceen und Restiaceen Anzuführende). Daß bei derartigen an freien, den Winden stark ausgesetzten Standorten wachsenden Pflanzen die frühere Gliederung der Blattspreite verloren gegangen ist, kann gleichfalls nicht wundernehmen, auch wird die Drehung der Blattspreite in mechanischer Beziehung von Vorteil sein.

Schon die oben angeführten Thatsachen legen die Annahme nahe, daß auch bei den gewöhnlichen plagiotropen Blättern ihre dorsiventrale Ausbildung durch ihre Lage veranlaßt sei, wenn sie auch, so weit wir bis jetzt wissen, allgemein eine erbliche geworden ist; dazu kommt, daß ein solcher dorsiventraler Bau auch blattähnlich gewordenen Sproßachsen und Wurzeln aufgeprägt wird. Auf causale Beziehungen der Lage zum Blattbau weist auch das Verhalten einer Anzahl schuppenförmiger Blätter hin. Bei den xerophilen Compositen Lepidophyllum quadrangulare und Phoenocoma prolifera[1]) liegen die Blätter mit der Oberseite der Sproßachse dicht an; die nach außen gekehrte Unterseite kommt für die Assimilation vorzugsweise in Betracht, sie hat Palissadenparenchym, die Oberseite Schwammparenchym, also gerade das Umgekehrte des gewöhnlichen Verhaltens. Wie hier eine Änderung des anatomischen Baues in Zusammenhang mit der von der gewöhnlich abweichenden Lage offenbar erfolgt ist, so ist die dorsiventrale Differenzierung offenbar auch bei dem gewöhnlichen Verhalten ursprünglich durch die Lage veranlaßt.

Die eben besprochenen Fälle leiten uns über zur Besprechung der sonderbaren Erscheinung, daß bei einigen Pflanzen die (morphologische) Oberseite den Bau der Unterseite hat und umgekehrt, bei diesen Pflanzen findet nach Entfaltung der Blätter eine Drehung statt, welche die „anatomische" Oberseite nach oben, die Unterseite nach unten bringt. Dahin gehören[2]) namentlich eine Anzahl von Monokotylen (Alstroemeria, Allium ursinum, Pharus brasiliensis und einige andere Gräser), ganz analoge Fälle finden sich aber auch bei der Kompositengattung Metalesia und bei Stylidium (s. u.).

Bei Pharus brasiliensis finde ich Folgendes. Die (morphologische) Oberseite der Blätter ist heller grün als die Unterseite. Es rührt dies daher, daß einerseits die Epidermiszellen der Oberseite höher als die der Unterseite, andererseits die chlorophyllhaltigen Zellen (es waren an den untersuchten Gewächshauspflanzen 2 Lagen, eine unter der Ober-, eine unter der Unterseite vorhanden) auf der Unterseite höher sind als auf der Oberseite. Letztere wird durch eine Torsion an der Blattbasis nach unten gerichtet, bei dem unter der Inflorescenz stehenden Blatt beträgt die Drehung bisweilen nur 90°.

Genauer untersucht wurde der Vorgang von CZAPEK (a. a. O.) bei Alstroemeria. Die Blätter (abgesehen von der ersten) erfahren hier bei der Entfaltung eine Drehung von 180° (Fig. 322), die, wenngleich träger,

---

[1]) Vergl. S. II, p. 32, Taf. XXIII. Fig. 12. Ganz ähnlich wie diese Kompositen verhält sich auch die Thymelaeace Passerina hirsuta. An den Keimpflanzen haben die dekussiert gestellten Blätter im wesentlichen den gewöhnlichen Bau. Später tritt zerstreute Blattstellung ein, die Blätter stehen dem Stamme angedrückt, auf der stark behaarten Oberseite ist Schwammparenchym und Spaltöffnungen, die Unterseite besitzt diese nicht, wohl aber Palissadenparenchym (vergl. z. B. CARUEL, Struttura delle foglie della Passerina hirsuta. Nuovo giornale botania Italiano, Vol. II, p. 194).

[2]) Die Litteratur ist citiert bei CZAPEK, Studien über die Wirkung äußerer Reizkräfte auf die Pflanzengestalt I, Flora 85. Bd., p. 429.

auch im Finstern vor sich geht. Czapek kommt betreffs der Entstehung dieser eigentümlichen Umkehrung der Blattflächen zu einem Resultate, zu welchem auch ich früher gelangt war. Er nimmt an, daß die verkehrt orientierten Blätter der Alstroemerien im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Gattung aus in Profilstellung befindlichen hervorgingen, die ihrer Stellung gemäß auf beiden Seiten gleich gebaut waren. Derartige Blätter kommen bei einigen Alstroemeria-Arten vor, auch bei denen mit drehenden Blättern nehmen die ersten Blätter der Sprosse eine Profilstellung an (betreffs des Verhaltens am Klinostat vgl. a. a. O.). Diese Stellung, die als Schutz gegen zu intensive Besonnung und Transpiration angenommen wurde, änderte sich bei veränderten äußeren Verhältnissen wieder in eine Flächenstellung, aber nicht durch Rückgängigmachen der Drehung von 90°, sondern durch Weiterdrehen um 90°, und der veränderten neuen Lage entsprechend nahm das Batt wieder einen dem ursprünglichen gegenüber verkehrten Dorsiventralen hinan.



Fig. 322. Alstroemeria psittacina, Blatt (nat. Gr.). Durch Torsion des blattstielartigen unteren Teiles hat eine Drehung der Spreite um 180° stattgefunden.

Es ist mir indes wahrscheinlich, daß die Umkehrung der Blattfläche in verschiedenen Gruppen auf verschiedenem Wege vor sich ging. Unter den einheimischen Gräsern zeigt z. B. Melica nutans die verkehrte Orientierung der Blattspreite [1]). Die basalen Blätter zeigen meist keine Drehung, kehren also die blassere Oberseite nach oben, an den weiter oben stehenden erfolgt entweder Aufrichtung der Spreite, wobei häufig ein Überbiegen des oberen Teiles derselben eintritt oder in eine Torsion derselben, welche die Unterseite nach oben bringt. Da es nun (z. B. bei Melica ciliata) xerophile Formen mit Rollblättern giebt, so liegt es nahe, die Veränderungen folgendermaßen zu konstruieren: von einem gewöhnlich orientierten Blatte aus entstand zunächst entweder ein dem Halm anliegendes aufgerichtetes Blatt oder ein Rollblatt, dessen Unterseite die Struktur der Oberseite annahm [2]) (wie bei den oben angeführten Schuppenblättern). Wenn solche Formen sich wieder feuchteren Standorten anpassen, kann die eingeleitete Strukturveränderung nicht rückgängig gemacht werden, wohl aber wird das Blatt wieder flach, und führt nun die oben angeführten Orientierungsbewegungen aus, daß die unteren, in feuchterer Umgebung lebenden, zudem kleineren Blätter sich daran nicht beteiligen, ist biologisch gleichfalls verständlich.

Zu einer anderen Auffassung, die mir aber nicht einleuchtend erscheint, gelangte Stahl [3]), ohne indes eine experimentelle Begründung zu geben. Er findet in der Umkehrung der Blattspreite „ein Mittel zur Schwächung der Wirkung des Regenanpralls“; dieser soll durch die Torsion etc. sich weniger stark geltend machen, die hierhergehörigen Pflanzen wachsen (soweit es sich um einheimische handelt) aber keineswegs unter Bedingungen, welche einen besonderen Schutz gegen Regentropfen erforderlich machen, und ihre Blätter sind auch durch ihre Gestalt der Schädigung durch Regen-

[1]) Die Spaltöffnungen finden sich nur auf der Oberseite, welche auch Haare trägt, die „Entfaltungszellen“ liegen aber wie sonst auf der Oberseite.

[2]) Namentlich Beschränkung der Spaltöffnungen auf der Oberseite, wie dies bei derartigen Blättern die Regel ist.

[3]) Annales du jardin botanique de Buitenzorg, T. XI, p. 151.

tropfen nicht mehr ausgesetzt als die anderen, an denselben Standorten wachsenden Monokotylen (z. B. Convallaria majalis). Die Blattspreite von Melica nutans ist durchaus nicht breiter als die vieler anderer Gräser mit nicht umgewendeten Blättern. Pharus brasiliensis besitzt einen stielartig verschälerten Teil der Blattfläche, welcher dem Blatte auch ohne Umkehrung gestatten würde, den Regentropfen auszuweichen. Wir finden ferner bei anderen hierhergehörigen Gräsern die Blattspreite oft nur aufgerichtet oder (wie dies öfter bei Brachypodium pinnatum der Fall ist) nur in ihrem oberen Teile gedreht. Es dürfte nach der STAHL'schen Hypothese schwer zu verstehen sein, wie derartige Blätter ihre Struktur ändern konnten. Daß bei Alstroemeria z. B. der flache Blattstiel (der nichts anderes ist, als der untere, verschmälerte Teil der Spreite) durch die Drehung eine größere mechanische Leistungsfähigkeit erlangt, soll übrigens durchaus nicht in Abrede gestellt werden.

Unter den Dikotylen ist, abgesehen von der oben erwähnten Komposite, mir eine Drehung der Blätter nur bei einigen australischen Stylidiumarten (St. pilosum und reduplicatum) bekannt[1]). Die Spaltöffnungen liegen hier auf der morphologischen Oberseite, die Unterseite ist von einer scheinbar mehrschichtigen dickwandigen Epidermis bedeckt, ein Bau, welcher in der Knospenlage vortrefflich zum Schutze der Knospe geeignet ist. Nach der Entfaltung findet eine Drehung statt, bei St. reduplicatum ziemlich früh, bei S. pilosum später. Es giebt Stylidium-Arten sowohl mit isolateralen als mit Rollblättern, indes dürfte die oben für die Gräser versuchte Ableitung auch hier die natürlichste sein, daß die STAHL'sche Hypothese auf die genannten Stylidium-Arten nicht anwendbar ist, bedarf kaum der Hervorhebung.

§ 1. Äufsere Gliederung des Blattes.

Bei kleinen, schuppenförmigen Blättern ist die Gestaltung eine sehr einfache, das Blatt weist eine Gliederung nicht auf, auch sonst finden sich Beispiele, wo eigentlich nur eine Blattfläche vorhanden ist. Meist aber läßt sich Blattspreite (Lamina), Blattstiel und Blattgrund unterscheiden. Bei einem Juncusblatte finden wir nur die cylindrische Blattspreite und den kurzen, scheidenförmigen Blattgrund, der als Schutz für die Knospe dient. Er ist bei solchen Monokotylen, die ein lange dauerndes interkalares Wachstum ihrer Internodien aufweisen (wie die Gräser), zu einer langen, die Internodien umhüllenden Scheide entwickelt, aus der sich die Sproßachse herausschiebt und welche dem noch weichen, plastischen Geweben der unausgewachsenen Internodien den nötigen Halt verleiht; auch bei Dikotylen sehen wir den Blattgrund um so mehr entwickelt, je mehr seine schützende Funktion in Anspruch genommen wird; es sei nur erinnert an die mächtige Entwicklung der Blattscheiden, welche die dicken Inflorescenzknospen großdoldiger Umbelliferen wie Archangelica-, Heracleum-Arten u. a. zu umhüllen haben.

Darauf wird bei Besprechung der Hochblatt- und Nebenblattbildung noch einzugehen sein. Hier sei nur ein Fall erörtert, der eine scheinbare Abweichung darstellt. Die Blätter von Leucojum, Narcissus u. a. haben eine geschlossene, d. h. rings um die Sproßachse herumgreifende Blattscheide. Nur das Blatt, in dessen Achsel eine Blüte sich entwickelt,

[1]) Vgl. die demnächst in Flora 1900 erscheinende Arbeit von G. P. BURNS, Beiträge zur Kenntnis der Stylidiaceen.

besitzt eine offene, während man von vornherein eher etwa das entgegengesetzte Verhalten hätte erwarten können. Indes zeigt jeder Querschnitt durch eine Zwiebel (Fig. 323), daß die Ausbildung des Laubblattes, das eine Blüte als Achselknospe hat, durch die Raumverhältnisse bedingt ist. Die Zwiebel besteht aus Blättern, die außerordentlich fest aufeinander gepackt sind; es wird für die Blütenknospe dadurch Raum geschaffen, daß die Basis ihres Deckblattes nicht ganz herumgreift — kommt keine Blütenknospe zur Entwicklung, so bildet sich eine geschlossene Blattscheide aus. Zwischen der Bildung der Achselknospe und der abweichenden Gestaltung ihres (im übrigen als Laubblatt ausgebildeten) Deckblattes besteht also ein causaler Zusammenhang. Ob er ein mechanischer, nur durch räumliche Verhältnisse bedingter ist (indem etwa die frühzeitige Entwicklung der Achselknospe die Anlage ihres Deckblattes verhindert, sich rings um die Sproßachse zu entwickeln) oder auf andere Weise vermittelt wird, könnte nur durch das Experiment ermittelt werden, das aber bei Vorgängen, die im Inneren der Zwiebel sich abspielen, schwer ausführbar sein wird.

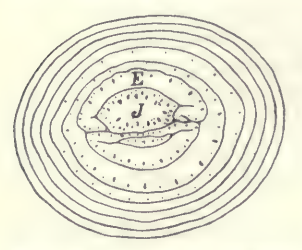


Fig. 323. Narcissus poeticus. Querschnitt durch die Zwiebel (2mal vergr.). *J* Infloreszenzschaft, *E* Deckblatt desselben, welches von den Scheidenblättern abweichend ausgebildet ist.

Was den Blattstiel anbelangt, so ist es seine Aufgabe, das Blatt in die günstige Lichtlage zu bringen, außerdem ermöglicht er der Blattspreite, dem Anprall von Wind und Regen auszuweichen; die Funktion der bei manchen Pflanzen am Blattstiel (oder der Basis von Teilblättchen) ausgebildeten „Gelenkpolster" wird in den physiologischen Lehrbüchern ausführlich behandelt, kann hier also übergangen werden.

Seine Entstehung aus dem basalen Teile der Blattspreite (unter Verringerung der Flächenentwicklung derselben) läßt sich namentlich bei Monokotylen deutlich verfolgen. Der Besitz eines Blattstieles ist bei den Monokotylen nur in wenigen Familien (Palmen, Aroideen, Dioscoreen) verbreitet. In anderen gelangen nur einzelne Formen dazu. Es läßt sich aber bei nicht wenigen erkennen, daß die Basis der Spreite anders organisiert ist als der obere Teil. Nur wenig auffallend ist dies bei manchen Gräsern, wo die öhrchenförmige Spreitenbasis offenbar stärkerer mechanischer Inanspruchnahme entsprechen kann, als wenn sie flach wäre [1]) (auch ihr anatomischer Bau pflegt abweichend zu sein). Bei der Liliacee Xerotes longifolia ist der untere Teil der Blattspreite rinnenförmig gebogen (Fig. 324 *4*, *5*), der obere flach: es kommt so eine Art Stiel (aber noch ohne Formänderung der Spreite) zustande, man kann sich leicht überzeugen, daß er steifer ist als die übrige Blattspreite, als deren Träger er dient. Die Blätter von Phormium tenax (und

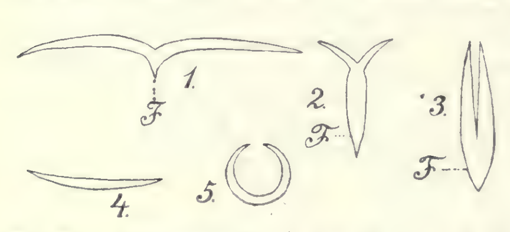


Fig. 324. Blattquerschnitte (in nat. Gr.). *1—3* von Phormium tenax (*F* flügelförmige Wucherung der Blattunterseite), *4* u. *5* von Xerotes longifolia.

[1]) Bei Bambusa ist die Spreitenbasis so verschmälert, daß sie sich leicht drehen kann; bei Pharus, Anomochloa u. a. kommt es zu deutlicherer Stielbildung.

anderen Arten der Gattung) haben schon eine größere Annäherung zur Stielbildung. Die Spreite ist im oberen Teile flach ausgebreitet (Fig. 324 *1—3*), nach unten verschmälert sie sich und erhält zur Aussteifung einen im oberen Teile nur angedeuteten kielartigen Vorsprung (*F* Fig. 247 *2*); im unteren, dem Blattgrunde genäherten Teile des Blattes nimmt der Kiel wieder ab.

Diesem Beispiele schließen sich zahlreiche andere an (z. B. Alstroemeria psittacina [Fig. 322], ferner Funkia [Fig. 348] u. a.), in denen der Blattstiel die verschmälerte Blattbasis darstellt und außerdem der stärkeren mechanischen Inanspruchnahme entsprechend dicker wird als die Spreite, auch sonst eine andere Anordnung seiner Gewebe erhält.

Auch für Dikotylen (z. B. Plantago-Arten) werden analoge Beispiele zu erwähnen sein. Das Vorhandensein eines Blattstieles und die Länge, die er erreicht, steht einmal zu der Größe und zum Bau[1]) der Blätter, andererseits aber auch zu äußeren Faktoren im Zusammenhang. Es wird bei Besprechung der Hochblätter gezeigt werden, daß bei vielen Pflanzen die Länge des Blattstieles in der oberen Stengelregion sehr verringert ist, und wenn wir das Verhalten der Arten innerhalb einer Gattung betrachten, so finden wir nicht selten, daß die an schattigeren Standorten wachsenden, mit Blattstielen ausgerüstete Blätter besitzen, die an sonnigen vorkommenden nicht. Dabei sind aber stets auch die Größenverhältnisse zu berücksichtigen; ein kleines Blatt wird einen Blattstiel eher entbehren können als ein großes. Man vergleiche z. B. Saxifraga rotundifolia und S. granulata (beide mit gestielten Blättern) mit S. aizoon und S. longifolia (ungestielte Blätter) u. a., die als Felspflanzen wachsenden Edrajanthus-Arten (ungestielt) mit Campanula rotundifolia, latifolia u. a. Streng durchgreifende Beziehungen wird man auch hier freilich nicht erwarten dürfen, weil immer das x der „specifischen Konstitution" mit in Betracht kommt. So hat z. B. Aposeris foetida obwohl eine ausgesprochene Schattenpflanze, ungestielte resp. kurzgestielte Blätter; die unteren Fiederblätter werden immer kleiner, und man könnte diesen Teil der Blattspreite als eine Art verbreiterten Stiel betrachten, aber im allgemeinen scheint mir der Blattstiel doch auf geringere Lichtintensitäten „gestimmmt" zu sein als die Blattspreite (vgl. p. 204 ff.), wie er denn auch bei etiolierten Pflanzen sich bedeutend zu strecken pflegt. Auch bei den soeben erwähnten Aposeris tritt bei etiolierten Blättern Stielbildung ein, und die einzelnen Teilblättchen rücken durch Streckung der zwischen ihnen befindlichen Teile der Blattspreite auseinander, das Blatt erhält einen ganz anderen Habitus (Fig. 325). Wenn wir ferner bei den auf dem Wasser schwimmenden Blattrosetten

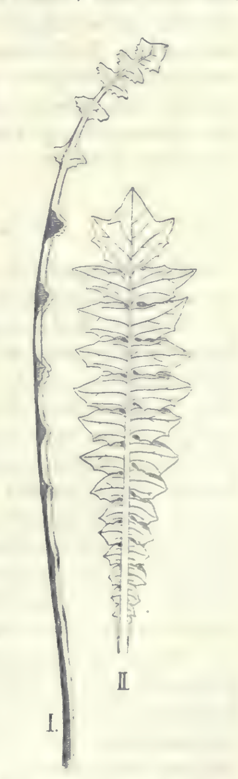


Fig. 325. Aposeris foetida. Links ein etioliertes, rechts ein normales Blatt. Im etiolierten Blatte hat sich der basale Teil stark gestreckt, er ist „gestielt" geworden, auch die einzelnen Teilblättchen sind auseinander gerückt (1/2 nat. Gr.).

[1]) Ein sehr derb gebautes Blatt wird auch bei beträchtlicher Größe eher eines Stieles entraten können als ein zartes, so z. B. bei Coccoloba pubescens.

von Trapa u. a. sehen, daß die Blattstielbildung an den inneren, stark beleuchteten Blättern gehemmt, bei den älteren, von den anderen beschatteten aber gefördert ist, so tritt die Beziehung der Blattstielbildung zum Lichte deutlich hervor.

Bei größeren Blattflächen von Landpflanzen erfordert schon die stärkere mechanische Inanspruchnahme des Blattstieles eine stärkere Ausbildung desselben und damit zugleich eine größere Abweichung von der Gestaltung der Blattspreite. Für die Auffassung, daß der Blattstiel der Blätter der Samenpflanzen nichts anderes ist als ein verschmälerter und stark verlängerter Teil der Blattspreite, sprechen nicht nur die oben für einige Monokotylen erwähnten Thatsachen und die, daß sich die Bildung von Blattstielen vielfach auch an den Teilblättchen — die als seitliche Auswüchse der Blattspreite entstehen — wiederholt, sondern auch die, daß der Blattstiel seine bedeutendere Dicke und damit die von der Spreite abweichende Gestalt vielfach erst durch länger andauernde sekundäre Zellteilungen in seinem Grundgewebe erhält[1]). Mit der abweichenden Gestalt des Blattstieles hängt auch die Anordnung der Leitbündel zusammen. Da diese aber im ganzen Blatte in engster Beziehung zur Entwicklung steht, so soll sie zusammen mit dieser später kurz besprochen werden.

§ 2. Blattentwicklung im allgemeinen.

Zur Geschichte. Schon bei Malpighi[2]) finden sich Angaben über die Entwicklungsgeschichte des Blattes. Nachdem er in ausgezeichneter Weise die Formveränderungen geschildert hat, welche die aufeinanderfolgenden Knospenschuppen der austreibenden Knospen, die „folia caduca" darbieten, untersucht er auch die Entwicklung der „folia stabilia", der Laubblätter. Den Vegetationspunkt unterscheidet er noch nicht von den jüngsten Blattanlagen. Er faßt seine Untersuchungen dahin zusammen (a. a. O., p. 30): „Naturae pariter methodus in producendis stabilibus foliis mirabilis est. Primo enim costula seu petiolus, carinae instar humore turgidus cum appensis fibrulis manifestatur e quibus probabiliter sacculorum seu utriculorum transversalium membranulae pendent (d. h. die Nebenrippen mit der Blattlamina) ut in animalium primaeva delineatione observatur. Patent autem deducto novo alimento, quia complicata sacculorum moles, subintrante succo, turget et ita folii latitudinem et laxitatem conciliat."

Tiefer eindringend waren die Untersuchungen von C. F. Wolff[3]). Er erkannte, daß die Blätter entspringen an der über die jüngsten Blattanlagen hervorragenden Spitze des Stengels, in welcher noch keine Gewebegliederung wahrnehmbar ist. Hier, am Vegetationspunkt („ne omni momento opus sit, largam descriptionem instituere, liceat vocare haec loca generatim puncta vegetationis vel superficies vegetationis") entstehen die Blätter durch Ausscheidung des „succus nutritivus", dessen Austreten hier nicht durch Epidermis oder Rinde gehemmt wird. Er erkennt die „akropetale" Anordnung der Blätter, unterscheidet zwischen Anlegungs- und Ausbildungsstadium und weist nach, daß geteilte Blätter durch Verzweigung ursprünglich ein-

[2]) Vgl. Deinega, Beitr. zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. Flora, Bd. 85, 1898, p. 439 ff.

[1]) Marcelli Malpighii opera omnia. Londini 1686.

[2]) Theoria generationis auctore D. Casparo Friderico Wolff. Halae 1759, ed. nova 1774.

facher Anlagen entstehen. Die Mittelrippe läßt er zuerst entstehen, an ihr entsteht durch Ausscheidung ein heller Rand, die Blattlamina, an welcher nun durch neue Ausscheidung die foliola entspringen.

Die nun folgenden, einem viel späteren Zeitraum angehörigen Untersuchungen beschäftigen sich vor allem mit der Frage, ob das Wachstum des Blattes von oben nach unten (basipetal) oder von unten nach oben (akropetal) erfolge. Dabei wurde aber zunächst nicht unterschieden zwischen den verschiedenen Wachstumsphasen, wie sie später Sachs scharf hervorgehoben hat. Namentlich die Differenz zwischen der embryonalen Phase (wo das Gewebe „meristisch" ist, an Volumen aber wenig zunimmt) und der Streckungsphase ist in den älteren Arbeiten nicht berücksichtigt. Hierher gehören, abgesehen von Spekulationen ohne eigene Untersuchungen, wie sie bei de Candolle (Organographie, I, p. 354) u. a. sich finden, die Arbeiten von Steinheil, Mercklin, Schleiden, Trécul u. a. Steinheil [1]) findet, das Blatt wachse von oben nach unten, die Spitze sei also der älteste Teil, bei den zusammengesetzten Blättern aber (a. a. O., p. 288) seien die obersten Blättchen die jüngsten. Schleiden's Behauptung [2]), daß sich das Blatt gleichsam aus der Achse hervorschiebe, die Spitze sein ältester, die Basis sein jüngster Teil sei, regte zu lebhafter Diskussion an. Während Mercklin [3]) Schleiden's Behauptung durch eine Reihe von Untersuchungen zu stützen suchte, trat Nägeli [4]) derselben entgegen. Schleiden's Forderung (a. a. O., p. 167), den Bildungsprozeß des Blattes in die Bildungsgeschichte seiner einzelnen Zellen aufzulösen, verwirklichend, wendete er sich an die niederen Gewächse, Algen und Moose, deren einfachere Organisation eine Untersuchung der Zellfolge gestattete. Daß das Blatt hier nicht aus der Achse hervorgeschoben wird, sondern aus einer einzigen Oberflächenzelle entsteht, läßt Schleiden's Theorie, wenigstens für die untersuchten Fälle, als unhaltbar erscheinen. Nägeli zeigte, daß „1) die „peripherische Zellenbildung" (d. h. die an der Spitze und am Rande) von oben nach unten fortschreite, daß also die Basis des Blattes zuerst, die Spitze desselben zuletzt angelegt werde; 2) daß die auf die peripherische Zellbildung folgende allseitige (interkalare) Zellenbildung bald zuerst am Grunde, bald zuerst am Scheitel, bald gleichzeitig am ganzen Blatte aufhöre; 3) daß die Zellenausdehnung ebenfalls entweder von oben nach unten oder von unten nach oben fortschreite, oder überall gleichzeitig eintrete". Von Phanerogamenblättern wurden Utricularia, Astragalus, Myriophyllum untersucht und gezeigt, daß bei letzterer Pflanze die Seitenblättchen in basipetaler Reihenfolge angelegt werden. Es besitzt das Blatt hiernach also ursprünglich einen apikalen Vegetationspunkt, er kann aber längst in Dauergewebe übergegangen sein, während am basalen Teil noch Zellbildung reichlich stattfindet, indem das Gewebe hier embryonalen (Vegetationspunkt-)Charakter behält. Eingehend wird das Blattwachstum der Phanerogamen in einer späteren Arbeit an Aralia spinosa erörtert [5]).

---

[1]) Observations sur le mode d'accroissement des feuilles. Ann. des scienc. nat., Sér. 2, T. VIII, 1837.

[2]) Grundzüge der wiss. Bot. II, p. 167. In sonderbarer Form findet sich derselbe Gedanke auch bei Naudin, Ann. des scienc. nat., Sér. 2, 1842, T. XVIII. (Résumé de quelques observations sur les développement des organes appendiculaires.)

[3]) C. E. v. Mercklin, Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. Jena 1846.

[4]) Nägeli, Über Wachstum und Begriff des Blattes. Zeitschr. für wissensch. Botan., 1846, Heft 3 u. 4, p. 153.

[5]) Wachstumsgeschichte des Blattes von Aralia spinosa. Pflanzenphysiologische Untersuchungen, p. 88.

Trécul's[2]) ausgedehnte Untersuchungen, die sich aber nicht mit der Zellbildung befassen, brachten eine reiche Menge wertvoller Thatsachen, aus denen zunächst hervorgeht, daß der Vorgang der Blattgestaltung bei verschiedenen Pflanzen, sogar nahe verwandten, ein sehr verschiedener sein kann, die Entwicklung der Seitenglieder z. B. bald in akro- bald in basipetaler Reihenfolge stattfindet, oder sogar von einem Punkte aus nach beiden Seiten hin fortschreitet. Sein Irrtum, daß die Blattscheide zuerst entstehe, ist später durch Eichler berichtigt worden; aus der Blattanlage gestaltet sich die Blattscheide erst verhältnismäßig später hervor, wie man z. B. an jedem Grasblatt sehen kann. Die Basis des Blattes gewinnt nämlich nicht sofort den Charakter der Blattscheide, sondern erst durch interkalares Wachstum wird die letztere aus dem Basalteil des Blattes aufgebaut. — Eine Klarlegung dieser Verhältnisse und Berichtigungen und Erweiterung der Angaben Trécul's findet sich in Eichler's wertvoller Dissertation „Zur Entwicklung des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen", Marburg 1861. — In Hofmeister's „Allg. Morphologie" (1868) wird namentlich die Verteilung des Wachstums im Blatte ausführlich erörtert, auch über die Entwicklung ein (freilich nicht gerade sehr eingehender) Überblick gegeben. — Eine Verwendung der entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen zur allgemeinen Morphologie des Blattes und speciell zu einer Klarlegung der Metamorphosenlehre habe ich in der Abhandlung „Beitr. zur Morphologie und Physiologie des Blattes"[3]) zu geben versucht, in zusammenhängender Darstellung später in „Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane" (Schenk, Handbuch der Botanik, III, 1). Es konnte gezeigt werden, daß sich auf Grund der Entwicklungsgeschichte zwischen den verschiedenen, oft im fertigen Zustand weit voneinander abweichenden Blättern einer Pflanze (Laubblätter in verschiedener Ausbildung, Hochblätter, Niederblätter u. s. w.) ein genetischer Zusammenhang erkennen läßt, d. h. daß der Entwicklungsgang ursprünglich für alle Blätter derselbe ist, aber früher oder später bei manchen Blattformen in andere Bahnen gelenkt werden kann. Gehen wir aus von den höchstdifferenzierten Blattformen, so erscheinen die weniger differenzierten als Hemmungsbildungen. Zur Hemmung kann sich aber auch eine Umbildung gesellen (vgl. p. 4 ff.), die um so eingreifender erscheint, auf je früherem Entwicklungsstadium sie erfolgt.

In den angeführten Arbeiten dürfte die Entwicklung der Blätter in ihren Grundzügen festgestellt sein, auf einige neuere Einzeluntersuchungen wird unten noch hinzuweisen sein. Zur Terminologie sei hier noch bemerkt, daß Bower[1]) eine von der unten angewandten Eichler'schen verschiedene Terminologie vorgeschlagen hat. Er nennt Phyllopodium die ganze Hauptachse des Blattes (mit Ausschluß von den Verzweigungen derselben), dieses Phyllopodium kann sich differenzieren (durch die verschiedene Verteilung des Wachstums in der Quer- und Längsrichtung) in verschieden sich verhaltende Teile, in ein Hypopodium (Eichler's Blattgrund), einen mittleren verlängerten Teil des Mesopodium (= Blattstiel) und einen oberen Teile das „Epipodium".

---

[1]) Trécul, Mémoire sur la formation des feuilles. Ann. des sc. nat., Sér. 3, T. XX, p. 235 ff.

[2]) Botan. Zeitung 1880.

[3]) On the comparative morphology of the leaf in the vascular cryptogams and Gymnosperms. Philos. Transactions of the Royal Society, Part II, 1884.

Hervorzuheben ist zunächst, daß selbstverständlich die Entwicklungsgeschichte bedingt wird durch die Gestalt des fertigen Blattes, denn wie schon p. 6 betont wurde: „Was wir den fertigen Zustand nennen, ist ja nur das Endstadium einer Reihe aufeinander folgender Entwicklungsstufen. Diese aber sind nicht unabhängig voneinander, sondern gesetzmäßig miteinander verkettet, eine folgt aus der anderen." Im allgemeinen werden wir sagen können, daß die Teile, welche zuerst in Funktion treten, auch zuerst entstehen; dabei ist daran zu erinnern, daß, wie oben hervorgehoben wurde, die Laubblätter nicht nur als Organe für Assimilation, Transpiration u. s. w. in Betracht kommen, sondern schon in der Knospenlage als Schutzorgane für die jüngeren Teile.

Massart[1]) hat hervorgehoben, daß diejenigen Teile eines zusammengesetzten Blattes, welche am entfalteten Blatte die kleinsten sind, auch zuletzt entstehen. Dies trifft gewiß vielfach, aber nicht allgemein zu. Bei den mit 5 Hauptlappen versehenen Blättern von Acer platanoïdes (Fig. 1, p. 4) ist allerdings der unterste der kleinste und er ist, da die Blattentwicklung in basipetaler Richtung vor sich geht, zugleich der zuletzt entstehende, aber bei Fraxinus excelsior pflegt das unterste Fiederpaar kleiner zu sein als die übrigen, es entsteht aber zuerst; es kann eine (verhältnismäßige) Hemmung (gegenüber dem Wachstum der anderen Blattstiele) offenbar auf allen Entwicklungsstadien eintreten.

1) Das Blattwachstum im Allgemeinen.

Die Regel ist, daß die Blattanlagen als seitliche Auswüchse an dem Vegetationspunkt einer Sproßachse entstehen: eine Anordnung, welche die rasche Entwicklung zahlreicher Blattanlagen gestattet. Wir haben oben schon Ausnahmen von demselben kennen gelernt: Das Verhalten einiger monokotyler Embryonen (wo die Blattentwicklung verhältnismäßig langsam vor sich geht), das der Lemnaceen, wo auch nur je ein Blatt gebildet wird, ebenso konnte die Entstehung[2]) der Kotyledonen hier angeführt werden, die unabhängig vom Stammvegetationspunkt entstehen. Ferner werden wir bei der Besprechung der Blütenentwicklung sehen, daß vielfach der Blütenvegetationspunkt für die Blattorgane der Blüte ganz aufgebraucht wird[3]), wenn es sich um ein einzelnes handelt, gelangen wir zu terminalen Blättern (vergl. p. 35). Ist somit der Satz: „daß die Blätter stets seitlich an einem Vegetationspunkt entstehen", kein allgemein giltiger, so ist es doch der, daß Blattanlagen stets nur aus embryonalem Gewebe hervorgehen, kein Fall ist beobachtet, in welchem eine Blattanlage aus Dauergewebe hervorgegangen wäre, während Sproßvegetationspunkte bei der Regeneration aus diesem entstehen könnte (vergl. p. 36 ff.). Adventive (p. 36) Blätter oder Blattteile, von denen manche Autoren, z. B. bei den Farnen, sprechen, giebt es also, soweit wir bis jetzt wissen, nicht. Bei den Moosen gehen die Blattanlagen hervor aus einer Zelle (einem Segmente der Scheitelzelle). Bei den Pteridophyten ist dies nur

---

[1]) J. Massart, La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. Bulletin de la Société Royale de botanique de Belgique, T. XXXIII (1894).

[2]) Ihnen gleich verhalten sich die ersten Blätter apogam entstandener Farnkeimpflanzen, sie bilden sich unabhängig vom Vegetationspunkt des Sprosses.

[3]) Dies trifft vielleicht auch für die Rankenbildung einiger Cucurbitaceen zu (vergl. diese).

bei den Farnen der Fall[1]), bei sämtlichen anderen, auch bei den Samenpflanzen, ist es stets eine Zellgruppe, die zur Blattanlage auswächst. Diese gewinnt ihre volle Größe erst allmählich, es entsteht häufig zunächst nur der später zur Spitze des Blattes werdende Teil der Anlage, und dann erst breitet sich die Blattanlage seitlich aus, indem weitere Teile des Vegetationspunktes in ihre Bildung einbezogen werden, das kann soweit gehen, daß die Blattanlage schließlich rings um den Vegetationspunkt herumgreift, wie dies z. B. bei den Gräsern mit geschlossener Blattscheide und in anderen Fällen geschieht (Fig. 326).

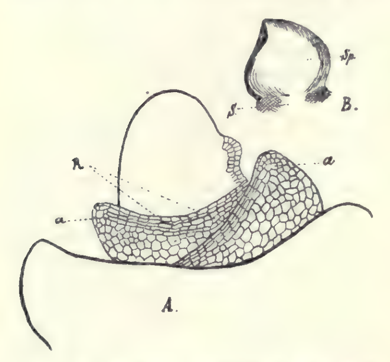


Fig. 326. Dactylis glomerata (nach DEINEGA). *A* Vegetationspunkt mit Blattanlagen, *a* Spitze derselben, die älteren Blattanlagen greifen ganz um den Vegetationspunkt herum.

Was die longitudinale Ausdehnung der Blattanlage betrifft, so finden wir bei Vegetationspunkten mit dicht gedrängten Blattanlagen nicht selten, daß zwischen denselben keine freie Oberfläche des Vegetationspunktes mehr übrig bleibt, in solchen Fällen bleibt der untere Teil der Blattanlage häufig mit der Sproßoberfläche vereinigt, und tritt am fertigen Sproß nicht selten als Blattpolster hervor, ein Vorgang, der wichtig ist für das Verständnis der unterständigen Fruchtknoten; derselbe Vorgang findet sich auch schon bei niederen Pflanzen, z. B. den Charen.

2) Wachstumsverteilung im Blatte.

a) Spitzenwachstum und Interkalarwachstum. Die Blattanlagen, mögen sie aus einer Zelle oder einer Zellgruppe hervorgegangen sein, bestehen ursprünglich durchgehend aus embryonalen Gewebe. Bald aber tritt eine Differenzierung ein, die bei verschiedenen Pflanzen in verschiedener Weise verläuft. Knüpfen wir zunächst an das Verhalten der Moose an. Wie früher erwähnt (p. 353), besitzt das Moosblatt (abgesehen von den a. a. O. angeführten Ausnahmsfällen) an seiner Spitze zunächst eine „zweischneidige" Scheitelzelle, die rechts und links zwei Reihen von Segmenten abgliedert[2]) und so zunächst die Bausteine zum Aufbau der Blattanlage liefert. Die Thätigkeit dieser Scheitelzelle ist aber eine begrenzte. Bei Schistostega (Fig. 26) erlischt sie früh, die Scheitelzelle bleibt ihrer Gestalt nach aber noch kenntlich. Wir sehen schon in dem in der Fig. 26 (rechts), in der aus 13 Zellen bestehenden Blattanlage die Scheitelzelle lang ausgewachsen, ein Zeichen, daß sie ihre Thätigkeit eingestellt hat und hier schon die Phase der Streckung eingetreten ist, während im basalen Teile der noch sehr kleinen Blattanlage, wie der Vergleich mit der links stehenden Figur zeigt, Wachstum und Zellteilungen weitergehen. Das Wachstum und die Gewebedifferenzierung

---

[1]) Wenigstens bei den leptosporangiaten, wo aber keineswegs aus jedem Segment ein Blatt hervorgeht, und auch nicht die ganze Segmentoberfläche wie bei den Laubmoosen zur Bildung der Blattanlage verwendet wird. Bei den eusporangiaten Farnen dürfte schon mehrzelliger Ursprung der Blattanlage vorkommen.

[2]) Es sei daran erinnert, daß alle Moosblätter ursprünglich aus einer Zellschicht bestehen, wo Mehrschichtigkeit (wie bei Anlegung von Nerven u. s. w.) erforderlich ist, diese erst nachträglich eintritt.

(welche bei Schistostega eine sehr einfache ist) ist also an der Spitze früher beendigt als an der Basis. Ist das eine zufällige Erscheinung? Meiner Ansicht nach hängt dies, wie wir sehen werden, auch sonst weit verbreitete Verhalten damit zusammen, daß die Blattspitzen zunächst als Knospenschutz zu dienen haben, weil sie ja am weitesten nach außen ragen, und wir haben bei den Moosen gesehen, daß die Blattspitzen bei den Bewohnern trockener Standorte in „Glashaare" auslaufen, die einen Schopf über der Stammknospe bilden. Die wachsenden Teile aber sind im Innern der Knospe verdeckt und geschützt.

Dieses Vorauseilen der Blattspitze tritt besonders deutlich hervor bei einer Anzahl von Kletterpflanzen, für welche Raciborsri[1]) neuerdings auf die biologische Bedeutung dieses Verhaltens hingewiesen hat. Es wird dadurch zunächst das Gewicht der Sprosse, welche in rotierender Nutation eine Stütze aufsuchen, leichter (und infolgedessen eine stärkere Längenentwicklung dieser Sprosse bei sonst gleichem Materialaufwand möglich). Den zunächst entwickelten Spitzenteil des Blattes bezeichnet Raciborski als die Vorläuferspitze. In den Figg. 327 und 328 ist dieser Blattteil mit *V* bezeichnet. In Fig. 328 *III* ist an dem jungen Blatte die in

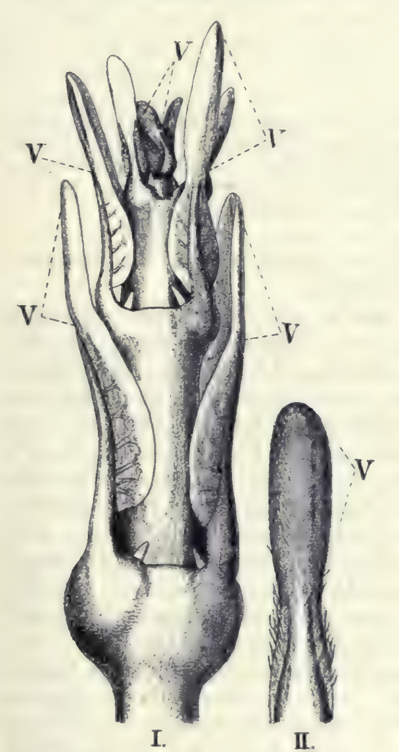


Fig. 327. Gonolobus sp. *I* Sproßende, *II* junges Blatt (*I* 5mal. *II* 10mal vergr.) *V* „Vorläuferspitze".

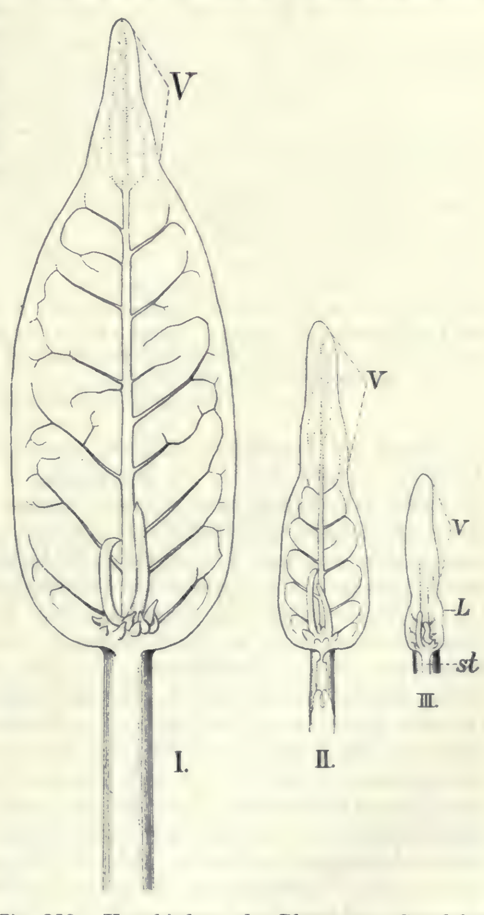


Fig. 328. Verschiedene alte Blätter von Gonolobus sp. 2 1/2 mal vergr. *V* Vorläuferspitze, *L* Lamina (auf der Basis schleimabsondernde Drüsen), *st* Blattstiel. Die in *I* und *II* punktiert eingezeichnete Nervation der Vorläuferspitze ist im frischen Zustand nicht zu sehen.

[1]) Raciborski, Über die Vorläuferspitze. Flora, Bd. 87 (1900), p. 1 ff. Daselbst ist auch auf die Angaben von Crüger u. A. hingewiesen.

ihrer Entwicklung im wesentlichen fertige Vorläuferspitze fast doppelt so lang als die noch sehr kleine Anlage der Blattspreite *L*, die nun, wie die Vergleichung der älteren Blätter zeigt, heranwächst, während die Vorläuferspitze nur noch eine unbedeutende Streckung an ihrer Basis erfährt. Ebenso können sich die Blattzipfel an einem gegliederten Blatte verhalten.

Fig. 327 zeigt z. B. bei Benincasa cerifera, wie auffallend die oberen Blattzipfel der Entwicklung der Blattfläche vorauseilen, dadurch gewinnt

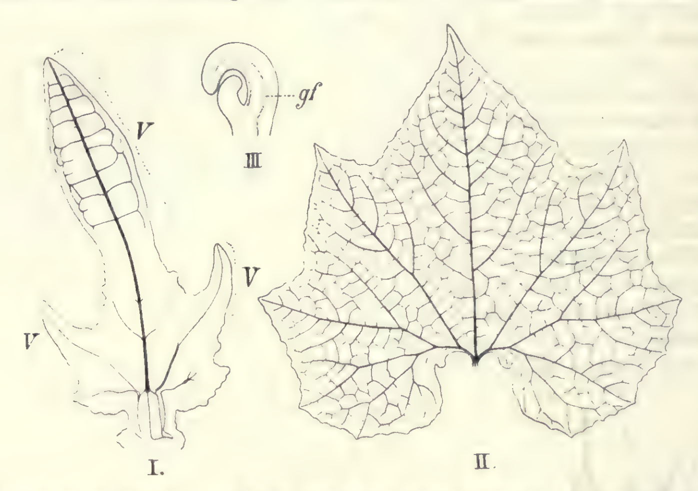


Fig. 329. Benincasa cerifera. *I* Junges Blatt: die Vorläuferspitzen *V* eilen der Entwicklung der Lamina mächtig voraus, während sie am fertigen Blatte (*II*) kaum hervortreten (*I* 9mal vergr., *II* nat. Gr.), *III* eine verzweigte Ranke im Jugendstadium. Zwischen beiden Ranken ist kein Sproßvegetationspunkt sichtbar. Selbst am Scheitel der größeren Ranke hat das Gewebe noch embryonale Beschaffenheit. *gf* Gefäßbündel.

das Blatt im Jugendzustand ein ganz anderes Aussehen als im fertigen. Ähnlich verhält sich z. B. Rhodochiton volubile.

Die Bedeutung der Vorläuferspitze sehen wir (abgesehen von der oben erwähnten Bedeutung der Hemmung der Blattentwicklung für die kreisenden Sprosse von Kletterpflanzen) in dem Schutz des Sproßvegetationspunktes, da, wo die Vorläuferspitzen chlorophyllhaltig sind, können sie auch zunächst die Vorgänge der Assimilation, ferner Atmung und Transpiration u. s. w. in Bewegung setzen, bis die Blattfläche sie in gesteigertem Maße übernimmt. Bei den bis zu 10 cm langen, am entfalteten Blatte meist rasch vertrockneten Blattspitzen der Musa-Blätter (welche früher irrig teilweise als „Ranken" bezeichnet wurden) und den kleineren ähnlichen Gebilden, die sich bei Zingiberaceen, einigen Aroideen u. a. finden, handelt es sich meiner Ansicht nach um Gebilde, welche dem Knospenabschluß dienen, man könnte sie als „Abschlußkörper" bezeichnen und dahin auch die unten zu erwähnenden Stipellar- und Ligularbildungen rechnen. Die Blätter der erwähnten Monokotylen haben eine in der Knospenlage gerollte Spreite. Der (annähernd) cylindrische Fortsatz schließt nun einerseits die einzelne eingerollte Spreite nach oben hin ab, andererseits steckt diese Spitze in dem durch das nächstältere Blatt gebildeten Hohlraum und bildet in diesem einen langen dünnen Pfropf, der sich in dem Maße, wie der Hohlraum durch Wachstum weiter wird, nach oben schiebt. Damit stimmt auch, daß z. B. bei

Hedychium Gardnerianum dieser Abschlußkörper mit ziemlich langen Haaren versehen ist (bei einigen Aroideen (Colocasia u. a.) befinden sich übrigens an der Blattspitze bekanntlich Wasserspalten, welche Wassertropfen absondern). Wo die Spitzen der Blattzipfel gezähnter oder sonst gegliederter Blätter innerhalb der Knospe Sekrete absondern [1]), liegt die Vermutung nahe, daß es sich nicht nur um Entfernung überflüssiger Nebenprodukte, sondern auch um den Schutz der jugendlichen Teile handelt.

Das Vorauseilen der Blattspitze macht sich vielfach auch dadurch sichtbar, daß hier zuerst Haare auftreten, was mit der oben erwähnten schützenden Funktion der Blattspitzen in leicht ersichtlichem Zusammenhang steht. Einige Messungen hat Sonntag ausgeführt, dessen Abhandlung [2]) ich folgende Zahlen entnehme, sie geben die Länge an, welche die Blattanlagen erreicht haben, wenn der Scheitel sein Wachstum einstellt, während an der Basis noch embryonales Gewebe sich befindet.

Taxodium distichum	0,2	mm
Picea excelsa	0,29	„
Abies pectinata	0,32	„
Pinus silvestris	0,35	„

Ähnliche Zahlen ergaben eine Anzahl Monokotylen, selbst bei Phragmites communis, dessen Blätter eine beträchtliche Länge (ca. $^1/_2$ m) erreichen, war die Blattanlage bei Beendigung des Scheitelwachstums nur 0,5 mm lang, es erhellt daraus, daß das Blatt seine Größe vor allem durch interkalares Wachstum und Streckung erreicht. Bei den Dikotylen sind die Verhältnisse mannigfaltiger, wie ja überhaupt die Ausbildung der Blätter. So sind die entsprechenden Zahlen für

Ruta graveolens	0,58	mm
Juglans cinerea	0,6	„
Geranium Robertianum	1,75	„
Ailanthus glandulosa	2,91	„
Anthriscus silvestris	4,5	„
Archangelica officinalis	15	„

und noch viel größere Zahlen würden bei Berücksichtigung der sogleich zu erwähnenden Droseraceen u. a. erhalten worden sein. Auf die Entstehungsfolge der seitlichen Ausgliederungen des Blattes wird unten zurückzukommen sein. Hier sei nur das eigentümliche Verhalten von Guarea, einer Meliacee, erwähnt, das man früher mit dem mancher Farnblätter in eine Linie stellte. Das gefiederte Blatt entfaltet nämlich zunächst nur einen Teil seiner Fiedern, die unteren, in der nächsten Vegetationsperiode treten an der Blattspitze neue Fiedern auf. Nach Sonntag's Angabe handelt es sich hier aber nicht um einen Fall lange andauernden Spitzenwachstums des Blattes, das Blatt wird wie in anderen Fällen in toto angelegt und hat damit seine Entwicklungsthätigkeit abgeschlossen; nur die Entfaltungszeit ist verschieden, indem die basalen 3—4 Fiederpaare in der ersten, die anderen in der nächsten Vegetationsperiode sich entfalten; ob diese Eigentümlichkeit mit den Lebensbedingungen im Zusammenhang steht, ist nicht bekannt.

---

[1]) Vgl. z. B. Reinke, Beitr. zur Anatomie der an den Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. Jahrb. für wissensch. Bot., Bd. 10, p. 119.

[2]) Über Dauer des Scheitelwachstums und Entwicklungsgeschichte des Blattes. Jahrb. für wissensch. Bot., Bd. 18.

Dem angeführten Verhalten der Blätter der Samenpflanzen (sowie Lycopodinen und Equisetinen) pflegt man das der Farnblätter gegenüberzustellen, bei denen das embryonale Gewebe während der ganzen Dauer der Blattentwicklung die Spitze einnimmt und zuletzt in den Dauerzustand übergeht. Es wäre aber ein Irrtum, wenn man etwa den Farnen allein Blätter mit Spitzenwachstum zuschreiben wollte. Auch bei einigen Samenpflanzen ist das Blatt ausgezeichnet durch Spitzenwachstum, d. h. dadurch, daß der apikale Teil während der ganzen Dauer der Ausgestaltung des Blattes embryonalen Charakter beibehält. Ganz wie bei den Farnen sehen wir in Verbindung damit eine andere Knospenlage des Blattes, als die bei Samenpflanzen sonst übliche: das Blatt ist schneckenförmig eingerollt und bringt so die embryonalen Teile in eine von den älteren, widerstandsfähigeren Teilen geschützte Lage. So ist es, wie Fig. 330 bei Drosophyllum (wo das Blatt nach außen hin eingerollt ist) und einigen anderen Droseraceen (Drosera binata, Dr. dichotoma[1]) u. a. (Blattspitzen nach innen eingerollt), ebenso bei einer Anzahl Utricularieen. Daß übrigens die Wachstumsverteilung für die Blattform nicht ausschlaggebend ist, zeigt z. B. die Thatsache, daß bei Byblis gigantea (welche bisher von den Systematikern irrtümlicherweise zu den Droseraceen gerechnet wurde), die Blätter zwar denen von Drosophyllum ganz gleichen, aber ein ausgesprochen interkalares Wachstum besitzen und dementsprechend auch keine eingerollte Knospenlage besitzen[2]). Die Knospenlage der Blätter hängt meiner Ansicht nach ab einerseits von der Art und Weise der Wachstumsverteilung bei der Blattentwicklung, andererseits von den Raumverhältnissen in der Knospe. So zeigte eine flüchtige Untersuchung einiger in der Knospe am Rande eingerollter Blätter, daß dies solche sind, die ein länger anhaltendes embryonales Randwachstum haben, daß also — mutatis mutandis — dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei den an der Spitze eingerollten Blättern. Die Beeinflussung durch Raumverhältnisse aber erwies sich dadurch, daß Blätter, in deren Achsel frühzeitig eine Knospe entsteht, durch diese verhindert werden, die sonst durch das Blattwachstum bedingte Knospenlage einzunehmen. Die gewöhnlichen Laubblätter von Caltha palustris sind in der Knospe vom Rande her eingerollt, die, welche eine Blütenknospe stützen, dagegen flach ausgebreitet[3]).

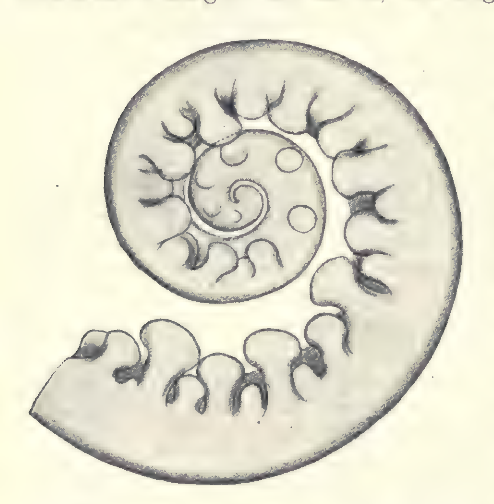


Fig. 330. Blattspitze eines noch eingerollten Blattes von Drosophyllum lusitanicum. Vergr. Man sieht, daß die gestielten Drüsen in progressiver Reihenfolge angelegt, aber auch neue zwischen sie eingeschaltet werden.

[1]) Bei anderen Droseraceen ist die Dauer des Scheitelwachstums eine viel kürzere, auch bei den Farnen werden wir solche Fälle anzuführen haben.

[2]) Daran sind junge Pflanzen von Byblis gigantea von denen von Drosophyllum, denen sie sonst täuschend ähnlich sehen, auf den ersten Blick zu unterscheiden.

[3]) Ich verweise im übrigen auf eine von Herrn Dr. ARNOLDI auf meine Veranlassung ausgeführte, demnächst in der „Flora“ erscheinende Arbeit.

b) Wachstumsverteilung bei Anlegung der Blattfläche bei Samenpflanzen. Im obigen handelte es sich um die Wachstumsverteilung in der Blattanlage im allgemeinen, hier ist sie noch in Beziehung auf die Anlegung der Blattfläche kurz zu besprechen. Die Vorgänge sind verhältnismäßig einfach, wo das Blatt von vornherein als flaches Gebilde angelegt wird, das durch in der Querrichtung gleichmäßige Streckung des embryonalen Gewebes seine fertige Gestalt gewinnt. Wo aber frühzeitig schon z. B. ein dicker zur Mittelrippe werdender Teil sich sondert von einem dünneren, zur Spreitenbildung verwendeten, treten meist verwickeltere Beziehungen zwischen embryonalem Wachstum und Streckung ein. Die Typen, die man dafür aufzustellen versucht hat, sind miteinander durch Übergänge verbunden, und die Abgrenzung derselben infolgedessen mehr oder minder willkürlich. Als Beispiel sei die von PRANTL[1]) vorgeschlagene Einteilung kurz angeführt. Er unterscheidet:

1) Basiplaster Typus: Die Streckung tritt in der ursprünglich gleichmäßig embryonalen Blattanlage zuerst an der Spitze ein und greift dann nach unten hin um sich, bis das zunächst noch thätige Meristem verschwunden ist. So bei den Moosen, den Lycopodinen, Coniferen (mit Ausnahme der früher zu ihnen gerechneten Gattung Ginkgo), den meisten Monokotylen, einer Anzahl Dikotylen mit einfachen Blättern (Sempervivum, Erica Tetralix, Gentiana asclepiadea, Asclepiadeen); wo wie bei den letzteren fiederige Nervatur vorkommt, sondert sich zunächst ein starker Mittelnerv aus (vergl. Fig. 327 *II*), der rechts und links von Teilungsgewebe begleitet wird, dies geht in basipetaler Richtung, aber in der Querrichtung ganz gleichmäßig in Streckung über. Bei anderen hierher gerechneten Blättern treten am Meristem (in basipetaler Richtung) Auszweigungen auf, die zu Blattzähnen (Salix, Celtis, Prunus avium) oder Fiedern (Cephalaria leucantha) resp. Lappen (Bryonia u. a.) werden (vergl. auch Fig. 329).

2) Pleuroplaster Typus: Mit randständigem Meristem, die Blattspitze geht nicht so rasch in den Dauerzustand über wie bei dem basiplasten Typus. Von einfachen Blättern seien genannt: Aristolochia tomentosa, Rhamnus Frangula, Syringa vulgaris, der Übergang in die Streckung erfolgt in dem ganzen aus Meristem bestehenden Gewebe nahezu gleichzeitig, nur am Rande bleibt längere Zeit noch der „meristische Zustand" erhalten, wo sich Verzweigungen finden, treten sie in akropetaler Reihenfolge auf (Quercus, Corylus, Tilia etc.), bei Ulmus von der Mitte nach oben und unten.

3) Euklader Typus: Die Auszweigungen treten nicht wie bei 1) und 2) erst dann auf, wenn ein Teil des Meristems in Streckung eingetreten ist, sondern schon, wenn das Blatt noch gleichmäßig aus embryonalem Gewebe besteht (Ginkgo, Juglans, Papilionaceen etc.).

Eine scharfe Grenzlinie läßt sich, wie erwähnt, zwischen diesen Typen (namentlich dem ersten und zweiten) nicht ziehen und die Zweckmäßigkeit ihrer Aufstellung scheint mir zweifelhaft; auf die Frage nach der Wachstumsverteilung wird übrigens auch bei der speziellen Behandlung der Blattbildung bei den einzelnen größeren Gruppen, die hier folgen soll, und namentlich bei der Besprechung der Beziehungen zwischen Blattentwicklung und Verlauf der Blattnerven näher einzugehen sein.

Es kehren, wie ich schon vor Jahren betont habe (auch p. 35 dieses Buches), bei anderen Pflanzenteilen begrenzten Wachstums ganz die-

[1]) PRANTL, Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dikotylen. Ber. der D. bot. Gesellsch., Bd. 1, p. 280 ff.

selben Verschiedenheiten in der Wachtumsverteilung wieder (z. B. bei Placenten) und man hat bei den Blättern wohl zuviel Gewicht auf diese Wachstumsfragen gelegt.

3) Blattbildung und Blattentwicklung bei den Hauptgruppen.

a) Pteridophyten. Die einfachen Verhältnisse der Blattbildung der Equisetinen und Lycopodinen (die alle „basiplaste" Blätter haben) bedürfen hier keiner Erwähnung. Wohl aber ist auf die Blattbildung der Farne hier einzugehen, die sich durch manche charakteristische Eigentümlichkeiten auszeichnet, wenngleich keine derselben (von Zellanordnungsverhältnissen etwa abgesehen) auf die Farngruppe beschränkt ist.

Farne. Die Blattbildung ist bei den verschiedenen Formen äußerlich eine außerordentlich verschiedene. Es braucht nur erinnert zu werden an den Gegensatz zwischen den kleinen, an Größe hinter den Blättern einiger Leber- und Laubmoose zurückbleibenden Blättern einiger Hymenophylleen (vergl. z. B. Fig. 311) und den mit massigem, schenkeldickem Blattstiel ausgerüsteten Blättern von Angiopteris. Trotzdem lassen sich gemeinsame Züge der Blattentwicklung nicht verkennen, die namentlich hervortreten, wenn wir nicht die ausgebildeten, sondern die Primärblätter der verschiedenen Formen miteinander und mit den Fiederblättern vergleichen. An diesen sehen wir ein ausgesprochenes Randwachstum, d. h. das Teilungsgewebe nimmt den Rand ein und in Verbindung damit eine gabelige Verzweigung der Blattnerven, die nur bei Randwachstum möglich ist. Daß andere Extrem ist, daß die Blattanlage als Gebilde mit ausgesprochenem Spitzenwachstum auftritt, an welchem dann (wo überhaupt Verzweigung auftritt) in monopodialer Verzweigung die Seitenfiedern auftreten. Zwischen beiden fehlt es nicht an Übergangsstufen, namentlich sehen wir, daß vielfach z. B. bei Botrychium u. a. die Spitze der Blattanlage, nachdem sie durch seitliche Sprossung Fiederblättchen erzeugt hat, zum Randwachstum und zur dichotomen Verzweigung übergeht, und daß bei manchen leptosporangiaten Farnen das sich gabelig verzweigende Blatt sich sympodial aufbaut (vergl. unten). Dieser Vorgang wird für die Farne oft als typisch betrachtet, demgegenüber ist hervorzuheben, daß wir schon innerhalb der Farnreihe einen ähnlichen Typus der Blattentwicklung finden (seitliche Entstehung der Blattfiedern), wie er bei den farnähnlichen Archegoniaten (Cycadeen) wiederkehrt, bei letzteren, wie wir sehen werden, mit allmählichem Zurücktreten des Spitzenwachstums der Blattanlage.

Wie hier bei der Verteilung des Wachstums (mit Rücksicht auf die Verzweigung) die Entwicklung bestimmt wird durch die Gestaltung, die (teleologisch gesprochen) im fertigen Zustand erreicht werden „soll", so ist es auch mit dem Verhältnis zwischen Blattspindel (resp. Mittelrippe) und Spreite. Je massiger entwickelt die erstere ist, desto früher wird sie im allgemeinen angelegt und desto mehr erscheint die Spreite an ihr als ein nachträglich entstehender flügelartiger Auswuchs. Bower[1]) hat besonderes Gewicht darauf gelegt, daß das Farnblatt typisch mit einer Flügelbildung versehen sei, selbst da, wo dies äußerlich (wie an den beinahe cylindrischen Blattstielen von Angiopteris etc.) nicht mehr hervortritt; die Flügel sind an dem unteren stielartigen Teil des

[1]) Vgl. die unten anzuführende Abhandlung, sowie: The comparative examination of the meristema of ferns, as a phylogenetic study. Annals of botany, Vol. III, 1889, p. 305 ff.

Blattes kürzer und derber entwickelt als weiter oben, und können sich bei Osmunda, Marattiaceen u. a. an der Basis scheidenförmig erweitern. Wenn nun auch gewiß nicht in Abrede zu stellen ist, daß dem dorsiventralen Charakter und der Abflachung der Farnblätter entsprechend die meisten diese Flügelbildung aufweisen, so ist andererseits auch nicht zu vergessen, daß alle Übergänge zwischen dem cylindrischen, ganz flügellosen Blatte von Pilularia bis zu den von vornherein flach angelegten Blättern der Hymenophylleen sich finden. Bei Pteris serrulata z. B. (Fig. 335 *II*) ist die Blattanlage an der Spitze zwar etwas abgeflacht, aber fast cylindrisch, auf beiden Seiten sproßt an der zuerst angelegten Rhachis die Lamina hervor, die mit keilförmigen Randzellen versehen ist, welche sich durch abwechselnd gegen oben und gegen unten geneigte Wände teilen; aber zunächst werden die Zellen, welche aus der Teilung der Randscheitelzellen hervorgehen, verwendet zum Aufbau der Rhachis, erst später entsteht beim Weiterwachsen die dünnere Spreite. Ein Blatt mit dünner Rhachis würde die Randzellen früher zur Anlegung der Spreite übergehen lassen. Bei den mit einschichtiger Lamina versehenen Hymenophylleen[1]) ist natürlich auch das Randwachstum der Spreite ein anderes, ebenso bei den derberen, massigeren Blattspreiten der Osmundaceen (mit Ausnahme der den Hymenophylleen gleichenden Arten) und Marattiaceen. Indes sprechen sich in den Zellenanordnungsverhältnissen, ähnlich wie dies beim Thallus der Lebermoose (p. 248) hervorgehoben wurde, „innere“, nicht mit Grössenverhältnissen u. s. w. direkt im Zusammenhang stehende Faktoren aus. Auch dort haben wir gesehen, daß bei den thallosen Formen der Thallus dünnere Seitenflächen und einen dickeren mittleren Teil hat, und daß z. B. bei größeren Aneura-Formen an den Hauptachsen die Flügelbildung so gut wie ganz unterdrückt werden kann. Die Fig. 152 (unten) würde — mutatis mutandis — auch einem Querschnitt durch ein junges Hymenophylleenblatt entsprehen, der obere Teil der Abbildung dem Querschnitt eines derberen Farnblattes. Wir treffen somit auch bei der Entwicklung der Farnblätter die zwei Faktoren, die uns überall entgegentreten, an: einerseits die Beziehungen zu äußeren Faktoren, die sich aussprechen namentlich in der Größe, welche die Blätter erreichen und diese setzt wieder bestimmte, auch die Entwicklungsgeschichte bestimmende Organisationsverhältnisse voraus, und andererseits in Vorgängen, die einem „inneren“ Gestaltungstriebe entspringen, die sich aber — wenn wir auf das Endergebnis blicken — ebensogut auch anders abspielen könnten. So haben die Blätter des Baumfarn Amphicosmia Walkerae ebensogut eine „zweischneidige“ Scheitelzelle[2]), wie die kleinen Blätter der Hymenophylleen sie (bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium) aufweisen, nicht wie man hätte vermuten können, eine dreiseitige (wie die Osmundaceen) u. s. w.

Die Blätter der Marattiaceen[3]) sind verhältnismäßig massige Bildungen, wenigstens die von Marattia und Angiopteris; nur bei dieser ist die Blattentwicklung untersucht, es darf aber wohl angenommen werden, daß sie auch bei den anderen Gattungen entsprechend verläuft. Bekanntlich finden

---

[1]) Wo sie wie bei Trichom. reniforme mehrschichtig ist, wird sie nicht von Anfang an so angelegt, sondern durch nachträgliche, der Oberfläche parallele Teilungen.

[2]) Bower, a. a. O.

[3]) Bower, On the comparative morphology of the leaf of the vascular cryptogams and Gymnosperms. Phil. Transactions of the Royal Society, Pt. II, 1884.

sich an der Basis der Marattiaceen Stipularbildungen [1]), die bei den Farnen sonst nur noch bei Todea (wo ebenfalls eine „Axillarstipel“ vorkommt) bekannt sind. Die Blattanlagen sind wie bei den übrigen Farnen am Scheitel [2]) eingerollt, die Seitenfiedern entstehen in akropetaler Anordnung; die Anlegung der Blattflächen erfolgt von vornherein massiger als bei den leptosporangiaten Formen, der Blattscheitel wird bei Angiopteris häufig (vielleicht immer) nicht in die Blattbildung einbezogen. Diesem Typus schließen sich die Osmundaceen an, insofern, als auch hier alle Blattteile in „akropetaler“ Anordnung auftreten, und das für die anderen Farne so charakteristische Randwachstum der Blätter erst verhältnismäßig spät am Blattscheitel und den weiter fortgeschnittenen Fiedern sich zeigt. Daß die Blattanlagen hier eine „dreiseitig pyramidale“ Scheitelzelle haben, könnte man, wie bei den thallosen Lebermoosen (p. 248) mit dem massigeren Aufbau derselben in Beziehung setzen, aber nach dem oben für einen Baumfarn Erwähnten, und da auch die nicht sehr großen und zart gebauten Blätter von Todea superba (s. u.) dieselbe Eigentümlichkeit haben, handelt es sich offenbar um einen Familiencharakter. Bei den näher untersuchten leptosporangiaten Farnen [3]) finden wir, daß die aus einer Zelle hervorgegangenen Blattanlagen zunächst eine „zweiseitige“ Scheitelzelle haben (vergl. auch Fig. 302), die bei Farnen wie Pilularia, weil das Blatt eine cylindrische Gestalt hat und ungegliedert ist, ziemlich lange erhalten bleibt.



Fig. 331. Allosurus crispus. Umriß eines Teilblättchens; man kann deutlich erkennen, daß die Teilung hier eine gabelige ist (der Scheitel teilt sich eben in die Zipfel *1* und *2*, von denen *1* sich stärker weiter entwickelt. *2* eine Seitenfieder bildet, *3* die jüngste, durch die vorhergehende Gabelung entstandene Seitenfieder. Die Blattrhachis (Spindel) *S* ist nichts als ein wenig in die Breite gewachsener und später mechanisch verstärkter Teil der Blattspreite. Vergr.

Pilularia hat Blätter, die nur von einem Leitbündel durchzogen sind. Bei den Farnen, deren Blätter flach entwickelt sind, hat der Verlauf der Blattnerven und die mit demselben zusammenhängende Art und Weise der Verzweigung des Blattes ganz besonderes Interesse erregt. Wir haben bei Besprechung der Primärblätter der Farne gesehen (p. 130), daß deren Blattnerven

[1]) Die „Stipularschuppen“, welche sich (je eine auf jeder Seite der Blattbasis) bei Ceratopteris thalictroïdes finden (vgl. KNY, Die Entwicklung der Parkeriaceen, Nova acta Ac. Leop. Carol., Bd. 37, 2, 1895, p. 29), sind wohl als besonders ausgebildete Spreuschuppen zu betrachten, sie finden sich bei älteren Blättern auch auf Stiel und Spreite.

[2]) Die Zellenanordnung an demselben ist ähnlich der am Wurzelscheitel der Marattiaceen, d. h. es sind mehrere Initialen vorhanden, bei Marattia ist oft (aber nicht immer) eine dreiseitige Scheitelzelle vorhanden (vgl. betreffs des näheren BOWER, The comparative examination etc.).

[3]) Die Arbeiten von HOFMEISTER, KNY, SADEBECK, PRANTL (welche in allen Handbüchern genannt sind) geben darüber Mitteilungen, ebenso die oben angeführten Abhandlungen BOWER'S. Hier ist ein Eingehen auf Einzelheiten der Zellanordnung u. s. w. nicht möglich.

gabelig (dichotom) verzweigt sind, und bei dem in Fig. 92 *5* abgebildeten Blatte von Asplenium viride ist leicht ersichtlich, daß es durch wiederholte gabelige Verzweigung seine Fiedern bildete, während in dem Fig. 92 *4* abgebildeten Blatte nur eine einmalige Gabelung stattfand. Auch bei dem in Fig. 331 abgebildeten Blättchen von Allosurus crispus tritt die gabelige Verzweigung deutlich hervor. Die feinere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zeigt in vielen Fällen gleichfalls die gabelige Verzweigung, das Meristem befindet sich am Rande und behält über den zur Anlage der Blattnerven verwendeten Längsreihen von Zellen den embryonalen Charakter, während die dazwischen gelegenen Zellen früher in den Dauerzustand übergehen. Indes ist dies keineswegs überall der Fall. Wo es sich handelt um langgestreckte, mit zahlreichen Seitenteilen versehene Blätter, finden wir sie mit einem einheitlich fortwachsenden apikalen Meristem ausgestattet. In Fig. 332 ist abgebildet eine Blattspitze von Adiantum Edgeworthi. An der Blattspitze befindet sich (was bei der schwachen Vergrößerung, bei welcher die Figur gezeichnet ist, nicht sichtbar ist) eine zweischneidige Scheitelzelle. Die Fiedern werden unterhalb des fortwachsenden Scheitels als seitliche Aussprossungen angelegt, sie verzweigen sich ihrerseits gabelig, schließlich geht hier bei schwächeren Blättern auch der Blattscheitel in dieselbe Gestalt über, welche die Fiederblätter annehmen, es tritt das bei diesen charakteristische Randwachstum auf, ähnlich wie bei vielen Farnprothallien die keilförmige Scheitelzelle später durch eine Gruppe von meristischen Randzellen ersetzt wird. Ob man aus den angeführten und anderen Thatsachen (z. B. der häufigen „abnormen“ gabeligen Teilung der Blätter verschiedener Farne, welche sie „normal“ nicht zeigen u. a.) schließen will (wie auch ich es früher that[1]), daß die Verzweigung des Farnblattes den ursprünglichen, jetzt teilweise verwischten Typus darstelle, so ist dies einstweilen nichts als eine Hypothese, der sich auch andere gegenüberstellen lassen; wichtiger erscheint mir die oben hervorgehobene Beziehung zwischen seitlicher Verzweigung und Gabelung, die sich darin erkennen läßt, daß bei allen Farnen die seitliche Anlage der Fiedern an der Blattanlage eintritt, wo es sich darum handelt, an einem langgestreckten Blatte in raschen Zügen die Seitenteile anzulegen, gabelige Verzweigung, wo das Flächenwachstum überwiegt und es nicht zur Ausbildung einer starken Blattspindel kommt. Wo man auch bei

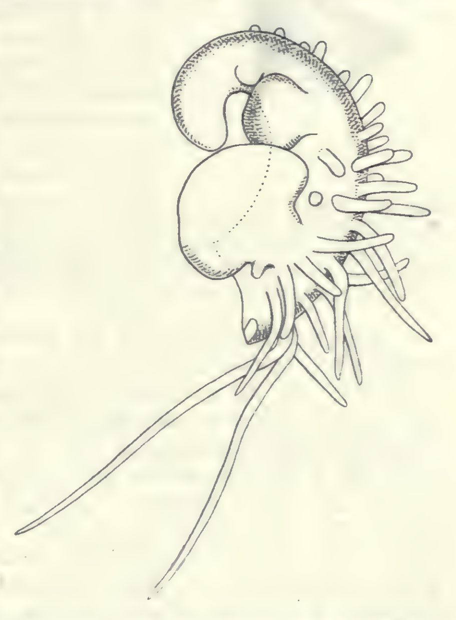


Fig. 332. Blattspitze von Adiantum Edgeworthi, frei präpariert, vergr. Man sieht die seitliche Anlage der Fiederblättchen. Auf der Aussenseite lange Haare; die einzelnen Blattfiedern verzweigen sich am Rande später gabelig.

[1]) Flora 1889, p. 26.

derartigen Blättern (z. B. denen der Gleicheniaceen) Gabelung angenommen hat, beruht das, wie unten anzuführen sein wird, auf Irrtum.

Bei Farnblättern mit stark entwickelter (also lange monopodial wachsender) Rhachis zeigen die Teilblättchen nicht selten eine Beziehung ihrer Gestaltung zu der schneckenförmigen Einrollung der Knospenspitze. So bei Nephrolepis exaltata. Jedes Fiederblättchen des einfach gefiederten Blattes hat hier an seiner Basis eine nach der Blattspitze hin gerichtete lappenförmige Ausbreitung. Man überzeugt sich bei Betrachtung der Blattspitze leicht, daß dieser Lappen es ist, der zunächst die eingerollte Spitze nach außen deckt, während die junge Fiederspitze selbst noch unter der nächstälteren Fieder verborgen ist. Es wird durch die frühzeitige Entwicklung dieses Lappens[1] also ein besserer Abschluß der jungen Teile ermöglicht, wie wir ähnliches früher (p. 108) für manche Nebenblätter von Samenpflanzen zu erwähnen hatten; dasselbe dürfte für die sonderbare Gestaltung der Teilblättchen mancher Adiantum-Arten gelten (z. B. Adiantum trapeziforme). Es soll unten gezeigt werden, daß noch viel eigentümlichere und wegen Nichtberücksichtigung des funktionellen Gesichtspunktes irrig aufgefaßte Verhältnisse sich bei manchen Gleicheniaceen finden.



Fig. 333. Nephrolepis exaltata. Blattspitze, zweifach vergr. Jedes Fiederblatt hat einen nach oben gerichteten „Decklappen“ entwickelt.

Dies Spitzenwachstum der Farnblätter äußert sich bei manchen in auffallender Weise darin, daß es sich über mehrere Vegetationsperioden erstreckt: die fortwachsende Blattspitze stellt ihr Wachstum periodisch ein, um es später wieder aufzunehmen. So ist es bei Nephrolepis-Arten[2] (nicht bei allen, auch nicht bei den Primärblättern). Man kann, wie ich mich an Nephr. exaltata überzeugte — wenigstens manchmal —, die Grenze der „Jahrestriebe“ an dem Kleinerwerden der Blattfiedern erkennen, an älteren Blättern finde ich die (noch eingerollte) Blattspitze schließlich vertrocknet. Ebenso verhalten sich manche Hymenophyllaceen, z. B. H. interruptum, Karstenianum, plumosum und in besonders auffallender Weise die Gleicheniaceen, bei denen man die im zeitweiligen Ruhezustand befindlichen eingerollten Blattspitzen sogar mit Adventivknospen verwechselt hat. Hier finden sich auch merkwürdige, bisher, wie es scheint, kaum beachtete Anpassungen, vor allem die Ausbildung einzelner Fiedern als Schutzapparate für die ruhenden Blattspitzen, also eine Art Blattknospenschuppen. Man hat diese Fiedern ganz überflüssigerweise als „adventive“ und „aphleboide“ Bildungen bezeichnet[3] und Potonié hat die Vermutung geäußert[4], es handle sich hier um „Erinnerungen an die ursprünglich spreitig besetzt gewesenen Hauptspindeln der Wedel“. Es handelt sich aber weder um etwas „Ad-

[1]) An der fertigen Blattfieder ist er von der Basis der darüberstehenden meist bedeckt, dürfte also für die Assimilation wenig in Betracht kommen.

[2]) Mettenius, Filices horti botanici Lipsiensis, p. 99 und 101, betr. der Hymenophylleen siehe desselben Verf. Abhandlung über Hymenophyllaceen.

[3]) So noch neuerdings bei Sadebeck in Engler-Prantl's natürlichen Pflanzenfamilien, Pteridophyten, p. 52.

[4]) Potonié, Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie, p. 119.

ventives", noch um „Erinnerungen", sondern nur darum, daß die den Wedelknospen nahestehenden Fiedern als Schutzorgane derselben ausgebildet sind. Bei der in Fig. 334 abgebildeten Gleichenia liegen sie

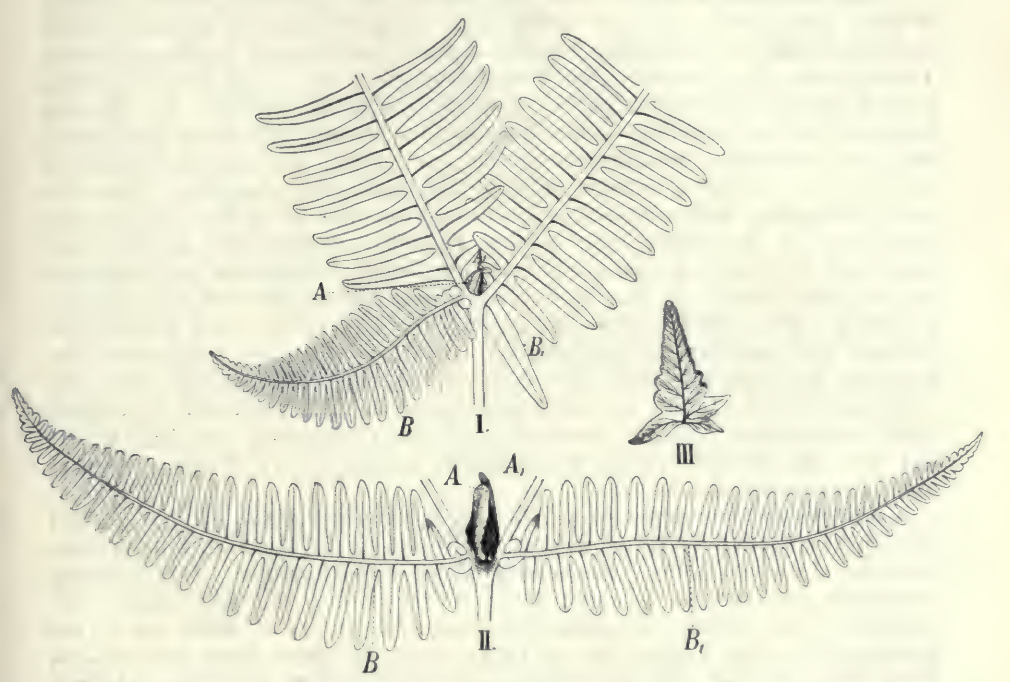


Fig. 334. Gleichenia dichotoma. *I* und *II* Blatt„gabeln", in denen eine „Knospe" sitzt, welche durch die Schutzfiedern bedeckt ist, *III* eine Schutzfieder. *A* und *B*, A_1 und B_1 sind einander (annähernd) gegenüberstehende, aber sehr ungleich stark ausgebildete Fiedern: die nach außen gekehrten Teile (B, B_1) sind viel größer und reicher gegliedert. (*III* nat. Gr., *I* und *II* $^2/_3$ nat. Gr.)

ursprünglich wie zwei Muschelschalen über die Blattknospe her, sie sind hier (wenigstens an dem verhältnismäßig kleinen Blatt, dem die Abbildung entnommen ist) kaum geteilt, während sie bei anderen Gleichenia-Arten gelappt resp. zerschlitzt sind. Diese S c h u t z f i e d e r n sind um so größer, je größer die Blattknospe ist, welche sie zu schützen haben, an den kleinsten Blattknospen können sie ganz fehlen, und manche Gleicheniaceen, namentlich die mit dichter Behaarung oder Schuppenbildung versehenen, haben überhaupt keine Schutzfiedern entwickelt. Es erhellt aus der Abbildung zugleich, daß die nach außen gerichteten Teile des Blattes gefördert sind (vergl. p. 107). Wo wie bei Gleichenia bifida an den Hauptfördern des Blattes zunächst nur auf der Innenseite Fiedern auftreten (in einem mir vorliegenden Falle beginnt die Hauptfieder mit fünf nur auf der Innenseite stehenden Seitenfiedern, dann tritt die gewöhnliche, beiderseitige Fiederung ein), handelt es sich vielleicht um während der Entfaltung thätige Schutzfiedern. In welcher Beziehung das periodische Weiterwachsen[1]) der erwähnten Farnblätter zu den äußeren Lebens-

[1]) Auch in der neuesten Bearbeitung der Gleicheniaceen (von DIELS in ENGLER-PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien) ist die Blattbildung unrichtig beschrieben. „Adventivsprosse" in den „Gabelungen" der Blattachsen sind nicht vorhanden, es sind das vielmehr die periodisch

verhältnissen steht, ist nicht näher bekannt, doch wird von vornherein zu vermuten sein, daß die Weiterentwicklung in der feuchten, das Stehenbleiben in der trockenen Jahreszeit stattfindet.

Am längsten wachsen wohl die Blätter der Lygodien weiter, welche Stützen umwinden. Ob sie wirklich ein „unbegrenztes" Wachstum haben und schließlich nur sozusagen zufällig — durch ungünstiger werdende äußere Verhältnisse, Erschwerung des Wassertransports etc. — zu Grunde gehen, bedarf näherer Untersuchung[1]). Jedenfalls können wir bei den Farnen folgende Stufen aufstellen: 1) Die Keimpflanze beginnt mit einem Kotyledon, der von vornherein Randwachstum hat, er sowohl wie die Primärblätter (welche nur kurze Zeit Spitzenwachstum mit zweischneidiger Scheidelzelle aufweisen) zeigen gabelige Verzweigung oder doch deutlich gabelige Nervatur. 2) Die Blattspitze wächst zunächst monopodial weiter, aber geht nach kürzerer oder längerer Zeit zum Randzellwachstum und gabeliger Verzweigung über. 3) Das Spitzenwachstum dauert mehrere Vegetationsperioden. Das Blatt bildet gewissermaßen Langtriebe und Kurztriebe, letztere sind Auszweigungen höherer Ordnung, die von vornherein begrenztes Wachstum haben. Ob diese Reihe eine aufsteigende oder absteigende ist oder auch nur eine Konstruktion, läßt sich mit Gewißheit nicht entscheiden. Sicher aber ist, daß die Gestaltung der Blattanlage mit der des fertigen Zustandes zusammenhängt in der Weise, wie dies oben hervorgehoben wurde.

Auf die Beziehungen zwischen dem Spitzenwachstum der Farnblätter und ihrer eingerollten Knospenlage ist früher (p. 508) schon hingewiesen worden. Indes ist diese Beziehung keine ausnahmslose. Das Spitzenwachstum des Blattes ist also nicht notwendig mit Einrollung verbunden. Bei Pteris serrulata, cretica und umbrosa finde ich[2]) die Laminarteile von Anfang an gerade (nur der Stiel zeigt eine scharfe Krümmung, so daß die Blattspitzen der Teilblättchen alle nach abwärts gerichtet sind). Trotzdem ist das normale Spitzenwachstum auch hier vorhanden. Ich muß gestehen, daß ich von dieser Abweichung überrascht war, glaube aber doch, daß sie biologisch verständlich ist durch Beachtung zweier Thatsachen. Einmal bilden sich schon sehr frühzeitig eine große Anzahl gegliederter Haare, welche auch die Blattspitze überdecken und schützen. Sodann eilt hier die Blattspindel der Entwicklung der Lamina außerordentlich voraus und letztere erreicht auch später keine bedeutende Breite. Sie sproßt zu beiden Seiten des fast cylindrischen Blattstiels hervor und behält verhältnismäßig lange in toto embryonalen Charakter (Fig. 335), zu ihrem Schutze genügen offenbar die Haare. Immerhin dürfte eine derartige Knospenlage nur bei Farnen vorkommen, die an besonders feuchten, geschützten Standorten wachsen, was hier

---

weiterwachsenden Blattspitzen. Die „Gabelungen" kommen nur dadurch zustande, daß die Fiedern unterhalb der eingerollt bleibenden Blattspitzen sich annähernd gleichstark entwickeln. Keine einzige Gleichenia hat aber gegabelte Blätter.

[1]) Die Primärblätter stimmen mit denen anderer Farne überein, haben also begrenztes Wachstum.

[2]) Merkwürdigerweise scheint die Thatsache nirgends erwähnt zu sein, obwohl es sich um die in der Kultur wohl am meisten verbreiteten Farne handelt. — Nachträglich sei bemerkt, daß Leszcyc-Suminski in seiner bekannten Abhandlung „Zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter", Berlin 1848, p. 16 für Pteris serrulata behauptet, die Primärblätter seien „schneckenförmig gewunden" (eingerollt); wie seine eigenen Abbildungen zeigen, handelt es sich aber nur um eine Einkrümmung des Stiels, nicht der Spreite und die von Leszcyc-Suminski bestrittene „Behauptung des Herrn Kaulfuss, daß gerade bei Pteris serrulata jene Aufrollung nicht stattfinde", ist richtig. Ich habe Kaulfuss' Angabe nicht verglichen.

auch zutreffen wird; vermutlich ist sie auch für die systematische Charakteristik der betreffenden Artengruppen von Bedeutung.

Anders liegt die Sache bei solchen Farnen, bei denen das Spitzenwachstum frühzeitig erlischt und deshalb auch die eingerollte Knospenlage fehlt. So ist es bei einigen kleinblätterigen Hymenophylleen, z. B. der in Fig. 311 abgebildeten Trichomanes-Art und einigen anderen mit ähnlichen Blättern versehenen, ferner bei den mit kleinen schildförmigen Blättern versehenen, früh zum Randwachstum übergehenden Arten Tr. peltatum und Tr. Motleyi (vergl. die Angaben bei den Schildblättern). Auch die Blätter von Ophioglossum und Botrychium[1]) haben keine eingerollte Knospenlage. Jedenfalls aber zeigen die soeben angeführten Beispiele und die p. 508 für Dikotylen genannten, daß eingerollte Knospenlage nicht ein systematischer, sondern ein mit dem Spitzenwachstum zusammenhängender (aber nicht notwendig damit verbundener) Charakter ist, der bald mehr bald minder konstant in einer Reihe auftritt.

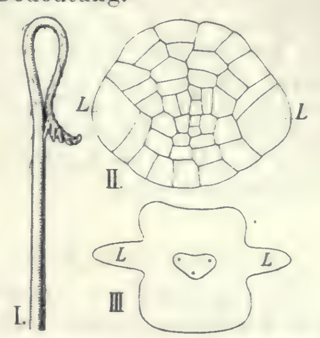


Fig. 335. Pteris serrulata. *I* (nat. Gr.) Junges Blatt. Der Blattstiel ist eingekrümmt, die Blattspreite (welche schon geteilt ist) dagegen nicht. *II* Querschnitt (stark vergr.) nahe der Spitze eines Teilblättchens; er ist fast kreisrund, die Lamina wird erst später aus den Randzellen *L*, *L* aufgebaut. *III* Querschnitt durch ein älteres Blättchen: man sieht, wie die dicke Rhachis der Lamina (*L*, *L*) in der Entwicklung vorausgeeilt ist.

b) Samenpflanzen.

Einleitung. Bei einfach gestalteten Blättern, namentlich solchen, die keinen Blattstiel haben, tritt bei der Weiterentwicklung der Blattanlage keine Differenzierung derselben auf. Anders bei höher gegliederten Blättern. Wir sehen hier vor allem, daß der Blattstiel verhältnismäßig spät entsteht, was der Thatsache entspricht, daß er auch erst bei und nach der Entfaltung in Thätigkeit tritt. Die Blattanlage erscheint zunächst in Gestalt eines Wulstes oder eines Höckers, sie wird in diesem Zustand als „Primordialblatt" bezeichnet. Das Primordialblatt gliedert sich fernerhin in zwei Teile, die aber nicht etwa scharf von einander getrennt sind, sondern sich nur durch den Anteil unterscheiden, den sie am ferneren Wachstum der Blattanlage nehmen. Der dem Stengelvegetationspunkt aufsitzende Teil der Blattanlage, der Blattgrund, nimmt nämlich an der weiteren Differenzierung der Blattanlage keinen Anteil, oder doch nur insofern, als auch hier bei vielen Pflanzen zu beiden Seiten der Blattanlage je ein Auswuchs hervorgeht, diese beiden Sprossungen des Blattgrundes werden als Nebenblätter oder Stipulae bezeichnet. In vielen Fällen gewinnt der Blattgrund eine scheidenförmige Ausbildung, so namentlich bei den Gräsern, Umbelliferen u. a. Der über dem Blattgrund gelegene Teil der Blattanlage, das „Oberblatt", ist derjenige, aus welchem die Blattspreite hervorgeht, ist dieselbe im fertigen Zustand gegliedert (also z. B. gefiedert) oder geteilt, so kommt dies (abgesehen von den Palmen) durch Verzweigung

[1]) Das oben angeführte Beispiel einiger Pteris-Arten zeigt ja, daß auch beim Vorhandensein von lange andauerndem Spitzenwachstum die Knospenlage nicht notwendig eingerollt zu sein braucht.

des Oberblattes zustande. Der Blattstiel ist, wie erwähnt, überall erst späterer Entstehung, er wird zwischen Oberblatt und Blattgrund eingeschoben, d. h. er entsteht aus der zwischen beiden gelegenen Partie der Blattanlage, welche die Eigenschaften eines embryonalen Gewebes länger behält. Daß in vielen Fällen Blattstiele überhaupt nicht gebildet werden, braucht wohl ebensowenig betont zu werden als daß zwischen Blattstiel und Blattscheide sich keine scharfe Grenze ziehen läßt. Es möge hier kurz die Blattentwicklung der größeren systematischen Gruppen besprochen werden.

I. Gymnospermen.

a) Cycadeen[1]. Die Blätter der Cycadeen gleichen äußerlich durch ihre Fiederung denen vieler Farne namentlich auch dadurch, daß die Fiedern in der Knospenlage schneckenförmig eingerollt sind, was aber von der Blattspitze selbst nicht gilt und offenbar damit im Zusammenhang steht, daß der Blattscheitel verhältnismäßig früh in den Dauerzustand übergeht, wie es scheint zuweilen schon vor Auftreten der Fiederblättchen. Diese gehen hervor aus zwei flügelförmigen Wucherungen der Blattanlage, die embryonal bleiben; darin besteht ein Unterschied in der Blattentwicklung gegenüber der der Marattiaceen. Allerdings reichen die vorhandenen Angaben nicht ganz aus, um einen Einblick in die Dauer des Scheitelwachstums zu gewinnen. Sonntag giebt a. a. O. p. 241 an, daß ein Blatt von Cycas Thouarsii, welches eine Länge von ca. 50 cm hatte, eine eingerollte Blattspitze mit vollständig embryonalem Scheitel besaß, während in den von Bower untersuchten Fällen[2] dies apikale Wachstum, das nie sehr ausgeprägt war, mit dem Erscheinen der Fiedern aufhörte. Dies erfolgt bei den einen (C. Seemanni, C. Jenkinsiana) in akropetaler, bei anderen nahezu gleichzeitig, resp. die in der Mittelregion des Blattes treten etwas früher auf als die oberen und unteren (C. Jenkinsiana), während bei Macrozamia Miqueli und Encephalartos Barteri die Entwicklungsfolge deutlich eine basipetale ist. Länger als bei den Cycadeen bleibt das Spitzenwachstum erhalten bei Ginkgo, hier entsteht die Teilung des Blattes durch wirkliche Verzweigung, es ist ein apikales randständiges Meristem vorhanden wie bei vielen Farnblättern, und die Verzweigung ist offenbar eine gabelige.

Auf die Blattentwicklung der Coniferen hier näher einzugehen, ist bei der einfachen Gestaltung derselben nicht notwendig. Auch bei den Gnetaceen erlischt das apikale Wachstum der Blattanlagen sehr früh. Dies ist namentlich auch ausgesprochen bei der in so vieler Hinsicht merkwürdigen Welwitschia mirabilis, die zeitlebens nur zwei mit den Kotyledonen gekreuzte Laubblätter besitzt, die jahrzehntelang durch die Thätigkeit einer basalen Zone wachsen.

Monokotylen. Auf die einfache Gestaltung der Blätter der meisten Monokotylen wurde oben schon hingewiesen, ebenso auf die Ausgiebigkeit des interkalaren Wachstums. Als Beispiel sei hier die Bildung eines Grasblattes kurz besprochen. (Dactylis glomerata Fig. 326). Das Blatt besteht aus einer „geschlossenen“ Blattscheide und einer Blattlamina, an der Grenze beider steht die häutige „ligula“ (vgl. unten).

---

[1] Vgl. Warming, Undersogelser og betragtninger over Cycaderne (K D. Vidensk. Selsk. Forh., Kopenhagen 1877); Bower a. a. O.

[2] Teilweise handelte es sich um Keimpflanzen, die älteren verhalten sich vielleicht verschieden.

Die Blattscheide hat, wie erwähnt, wesentlich auch die Aufgabe, das lange interkalar weiter wachsende Internodium zu stützen: man kann sich leicht überzeugen, daß ein noch im Wachstum begriffener Grashalm, den man horizontal hält, nach Entfernung der Blattscheiden sein Gewicht nicht mehr zu tragen vermag. Die ringförmige Anschwellung, welche die Blattscheiden über ihrer Einfügungsstelle zeigen, mag zunächst dazu dienen, dem Ganzen gerade an der Stelle, wo das Gewebe des Internodiums noch weich ist, einen festeren Halt zu geben. Bekannt ist ja auch die Bedeutung dieser Knoten für die Aufrichtung der Grashalme, worauf hier nicht näher einzugehen ist.

Die jüngste Blattanlage an dem massigen Vegetationskegel hat die Form eines Wulstes, der aber noch nicht ganz um den Vegetationspunkt herumgreift, erst bei dem zweitjüngsten Blatte gewinnt die Blattanlage die Form eines kreisförmigen Walles, dessen eine Seite, die an welcher die Lamina entsteht, von Anfang an etwas höher ist als die gegenüberliegende. Diese Seite wächst stärker, während der stengelumfassende Blattgrund sich durch interkalares Wachstum zur Blattscheide ausbildet. Der Blattgrund ist aber anfangs sehr klein und gewinnt erst durch interkalares Wachstum seine Ausbildung zur Blattscheide. Von derselben scharf abgesetzt erscheint er erst nach dem Auftreten der Ligula. Daß die eben geschilderte Blattentwicklung nicht so aufgefaßt werden kann, wie TRÉCUL wollte, daß nämlich zuerst die Blattscheide sich bilde, ist klar. Die Blattanlage besitzt vielmehr anfangs weder Spreiten- noch Scheidenteil, der erstere wächst nicht aus dem letzteren hervor, sondern beide differenzieren sich erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung. Was die Blattscheide betrifft, die später eine Röhre darstellt, so mag hier noch darauf hingewiesen sein, daß dieselbe nicht etwa als durch „Verwachsung" der Ränder einer ursprünglich offenen Scheideanlage zustande gekommen zu denken ist, wie dies früher angenommen wurde, sondern dadurch, daß eine ringförmige Zone des Sproßovegetationspunktes sich an der Blattbildung beteiligt.

Eine vielfach nicht richtig aufgefaßte Eigentümlichkeit der Grasblätter ist hier noch zu erwähnen. Die Lamina ist bei Bambusa in der Knospenanlage eingerollt (Fig. 336) und bleibt so verhältnismäßig lange Zeit, d. h. bis

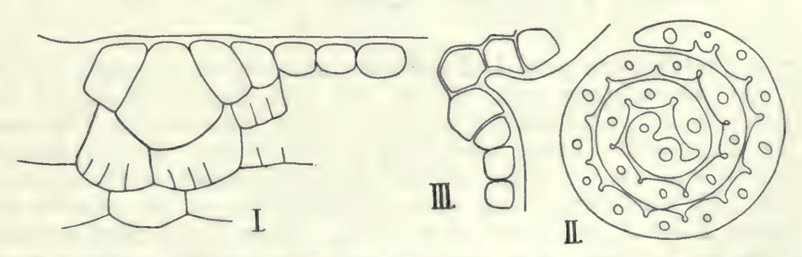


Fig. 336. Bambusa verticillata. Blattquerschnitte, *II* durch die noch eingerollte Blattspreite, *III* eine Gelenkstelle stärker vergrößert, *I* dieselbe an einem entfalteten Blatte.

zu einem Stadium, wo die Gewebeausbildung im Blatte schon ziemlich fertig ist. Die Ausbreitung des Blattes wird hier besorgt durch besondere „Gelenkzellen" d. h. Epidermiszellen, die zunächst klein bleiben, bei der Entfaltung aber stark heranwachsen und ein Volumen gewinnen, welches beträchtlich größer ist als das der übrigen Epidermiszellen, diese Gelenkzellen finden

sich auch bei einigen anderen Monokotylen, ihre Bedeutung wurde wohl zuerst von Duval-Jouve[1]) richtig erkannt.

Einige Monokotylenblätter lassen die Spreite an ihrem unteren Ende jederseits auswachsen, es entsteht ein „pfeilförmiges" Blatt wie bei Sagittaria und einigen Aroideen. Dies Wachstum tritt in besonders auffallender Weise da auf, wo an diesen basalen Blattzipfeln sogar eine Verzweigung auftritt, wie dies z. B. bei Helicodiceros, Helicophyllum, Dracunculus, Sauromatum u. a. der Fall ist. In Fig. 337 ist die merk-

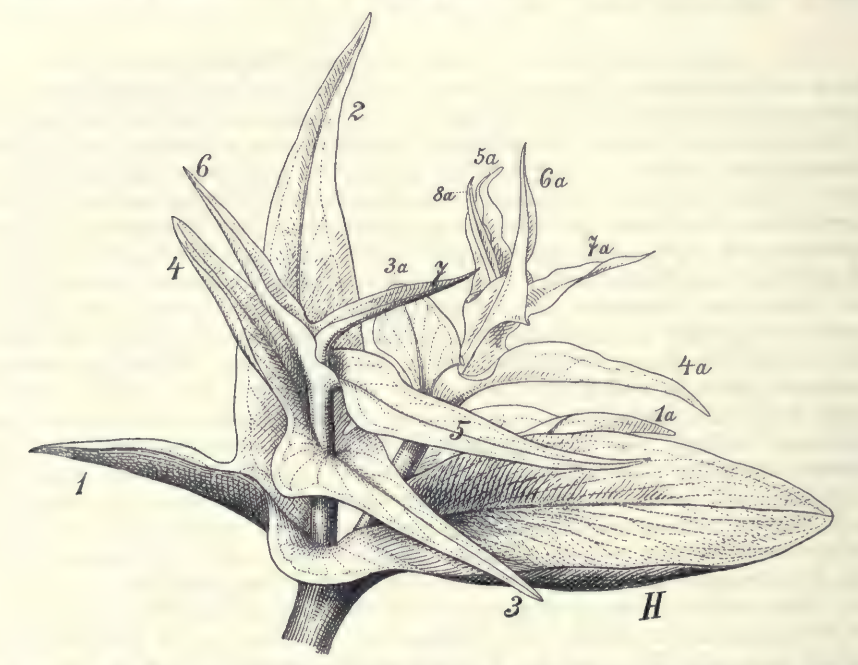


Fig. 337. Helicodiceros muscivorus, Blatt (auf die Hälfte verkleinert) schief von oben gesehen. *H* Die eigentliche Blattfläche, Erklärung im Text.

würdige Blattbildung von Helicodiceros abgebildet: es sieht bei oberflächlicher Betrachtung aus, als ob auf dem Blatte an dessen Basis sich zwei radiär beblätterte Sprossen erheben würden. In Wirklichkeit hat die Blattspreite unten zwei Lappen (*1* und *1a*), die es pfeilförmig machen würde (wie manche andere Aroideenblätter) wenn sie einfach blieben. Sie verzweigen sich aber sympodial (d. h. es entsteht aus *1* an dessen Basis *2*, an diesem *3* u. s. w.). Diese Zipfel sind aber nicht, wie etwa bei Sauromatum, in einer Ebene ausgebreitet, sondern wendeltreppenartig gedreht, so daß die Blattzipfel an einer centralen Achse angeordnet erscheinen. Diese aber ist nichts anderes als der verdickte äußere Rand der Basis der einzelnen Lappen, ein interessantes Beispiel dafür, daß bestimmte Teile des Blattes in dem Maße, in welchem sie stärker mechanisch in Anspruch genommen sind, auch stärker sich ausbilden. Daß eine derartige, sonderbare Blattgestaltung eine biologische

[1]) Histotaxie des familles des Graminées. Ann. d. soc. nat. bot. VI, Série 1.

Beziehung hat („wenn man es nur zu deuten weiß"), ist kaum zu bezweifeln. Zunächst ist klar, daß die ganze Blattfläche einen geringeren Raum einnimmt, als wenn die Blattzipfel flach ausgebreitet wären, und daß durch die schraubenförmige Drehung eine gegenseitige Beschattung der Blattzipfel vermieden wird, wie sie auch über die ursprüngliche Blattfläche emporgehoben werden. Der geringere Raum, den die Blattfläche einnimmt, aber dürfte mit der dichteren Anordnung der Blätter und der Formen wie Sauromatum gegenüber, kürzeren Länge der Blattstiele zusammenhängen; wenigstens finde ich, daß alle Aroideen mit sympodial verzweigter Blattscheide nur eines oder wenige Blätter bilden, die sie auf langem Blattstiel frei emporheben, während Helicodiceros, wie erwähnt, einige ziemlich dicht stehende, mit verhältnismäßig kurzem Stiel versehene Blätter aufweist.

Auch sonst zeichnen sich manche Aroideen durch merkwürdige Blattbildungen aus. In Fig. 97 sind die Blätter einer hierher gehörigen Pflanze abgebildet, welche teils durch Bildung von Löchern in der Spreite teils durch Fiederblättchen ähnliche Lappen sich auszeichnen. Die Blattbildung dürfte hier ähnlich zustande kommen, wie bei Monstera deliciosa[1]) und den verwandten Formen, wo zwischen den Nerven liegendes Gewebe im Wachstum zurückbleibt und vertrocknet; je nachdem dieses absterbende Gewebe nahe dem Rande liegt, und der dünne, es nach außen begrenzende Gewebestreifen zerreißt, entsteht ein fiederig-gelapptes Blatt, wenn er weiter innen liegt ein Loch. Auf die biologische Bedeutung dieser Zerteilung der Blattspreite wird unten zurückzukommen sein. Bei den fiederlappigen oder fiederteiligen Blättern von Philodendron-Arten dagegen liegt keine Lochbildung vor, sondern eine Lappenbildung durch stärkeres Wachstum einzelner Randteile des Blattes, und bei den Anthurien, die wie A. digitatum fingerförmig zusammengesetzte Blätter haben, entstehen diese als Auszweigungen der Blattanlage in basipetaler Reihenfolge.

Eine besondere Besprechung verdienen auch die Palmenblätter, von denen manche zu den größten Blättern, die wir kennen, gehören. Damit steht auch die Gliederung derselben im engsten Zusammenhang, sowie der Besitz eines starken Blattstieles und bei (vielen) einer mächtigen Mittelrippe. Wo eine Gliederung der Blattspreite sich findet, kommt sie aber nicht wie sonst durch Verzweigung der ursprünglich einfachen Blattanlage zustande, sondern durch Zertrennung einer ursprünglich einheitlichen Blattfläche. Dafür finden wir schon bei einigen anderen Monokotylen Analoga, so bei Musa, deren Blätter leicht in einzelne, an der dicken Mittelrippe befestigte Abschnitte zerrissen werden. Das geschieht hier aber durch äußere Einwirkungen, namentlich den Wind, während bei anderen Monokotylen, wie z. B. Cyclanthus bipartitus die Zerreißung bei der Entfaltung durch die im Blatte vorhandenen Spannungsverhältnisse erfolgt. Auf solche mechanische Zerreißungen führte man früher auch die Zerteilung der Palmblätter zurück, wie die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung gezeigt hat, mit Unrecht. Es handelt sich hier vielmehr um ein mehr oder minder frühzeitig, immer aber schon vor der Entfaltung vor sich gehendes Absterben von bestimmten Gewebeteilen oder um eine Trennung durch Verschleimung der Zellwände; dadurch ist abso die Zerteilung der Blattfläche von vornherein vorgezeichnet. Gewöhnlich unterscheidet man zwei Typen von

[1]) Vgl. die Zusammenstellung bei ENGLER, in ENGLER-PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien Araceae, p. 104.

Palmenblättern, die der Fächerpalmen und die der Fiederpalmen. Beide leiten sich aber von der gewöhnlichen monokotylen Blattform ab, und es läßt sich sehr schön zeigen, wie die Abweichungen mit der Größenzunahme in Beziehung stehen.

Beginnen wir mit den Fächerpalmen, weil diese der ursprünglichen Blattform der Monokotylen noch näher stehen als die Fiederpalmen. Zunächst ist klar, daß die fächerartige Faltung dieser Blätter thatsächlich dieselbe mechanische Bedeutung hat, wie bei einem aus gefaltetem Papier gebildeten Fächer, d. h. es wird dadurch die Blättfläche ohne viel Materialaufwand ausgebreitet erhalten [1], wenn sie flach wäre, würde sie sich unter ihrem Gewichte durchbiegen oder müßte sehr starke Rippen bilden, dasselbe Bauprinzip wiederholt sich auch bei den Fiedern der Fiederpalmen, die wenigstens an der Basis oft rinnig-gefaltet sind. Die Faltung der Blattspreite beginnt übrigens außerordentlich frühe an der Blattanlage, was teilweise zu Mißverständnissen geführt hat [2]. Wenn ein Fächerblatt eine bedeutendere Größe erreichen soll, so müssen die einzelnen Strahlen des Fächers aus der Spitze von einander divergieren, an der Basis ist dies aus mechanischen Gründen nicht wohl möglich. Dies geschieht nun wirklich. Der obere Theil der Blattanlage, welcher an der Faltung nicht teilgenommen hat, stirbt ab, dadurch wird Raum geschafft für die Divergenz der Falten und auch die Spitzen der einzelnen Strahlen trennen sich auf mehr oder minder weite Strecken hin. Und zwar findet die Trennung bei den verschiedenen Palmen verschieden früh statt. Bei Pritchardia filifera sterben die schon mit Gefäßbündeln versehenen Oberkanten der Falten ab, man sieht die zerrissenen Gewebestreifen als lange, braune Fäden am entfalteten Blatte hängen, bei Chamaerops tritt die Trennung viel früher ein, solange das Gewebe des Blattes noch ziemlich embryonalen Charakter hat und erfolgt durch Verschleimung der Zellwände (ebenso bei Rhapis und Cocos [letztere mit gefiederten Blättern]). Einen gewissen Übergang zwischen diesen beiden Arten der Trennung bildet z. B. Archontophoenix (mit Fiederblättern), wo die Streifen des Blattgewebes, welche bei der Entfaltung zu Grunde gehen, von vornherein dünner angelegt werden als das übrige Blattgewebe. Die Keimpflanzen fast aller Fächerpalmen [3]) haben die gewöhnliche monokotyle Blattform (mit bogenförmig verlaufenden, nicht an der Spitze divergierenden Blattnerven). Dasselbe gilt für viele Fiederpalmen, deren Fiederung, wie schon aus den oben angeführten Beispielen hervorgeht, gleichfalls aus einer Zerteilung, nicht aus einer Verzweigung der Blattfläche entspringt. Betrachten wir z. B. die Primärblätter von Phoenix, so finden wir zunächst Blätter, die mit denen gewöhnlicher Monokotylen übereinstimmen (abgesehen etwa von ihrer, übrigens jetzt noch wenig ausgesprochenen Faltung), Fig. 338. Wir sehen dann an der Basis des Blattes eine stärkere (zunächst aber auf die Basis beschränkte), mittlere Partie sich herausbilden, die allmählich einen immer größeren Teil der Blattanlage in Anspruch nimmt und eine kräftige Mittelrippe darstellt. Die Blattfläche trennt sich dann in einzelne Segmente; daß dieser Vorgang an

---

[1]) Ebenso ist es, wenngleich weniger ausgesprochen, bei den dünnen, nicht flach ausgebreiteten Blattflächen der Liliacee Curculigo. Diese reißen leicht von der Spitze her ein.

[2]) Die Angaben von NAUMANN z. B. beruhen auf Irrtum (vergl. DEINEGA, Flora 1898; daselbst auch Litteraturangaben).

[3]) Bei manchen Palmen ist schon das erste Laubblatt geteilt, vergl. PFITZER, Über Früchte und Keimung einiger Palmen. Ber. der d. bot. Gesellsch., Bd. III, 1885, p. 32 und die dort angeführte ältere Litteratur.

der Basis der Primärblätter beginnt, steht in Übereinstimmung mit dem interkalaren Wachstum des Blattes (Fig. 338). Wir sehen so aus dem gewöhnlichen Monokotylenblatt eine ganz andere Blattform hervorgehen, und zwar lassen sich folgende Entwicklungsstufen, welche von einer ganzen Blattfläche zu einer zertheilten führen, unterscheiden:

1) Die Zerteilung findet statt am entfalteten Blatte und zwar unter dem Einfluß äußerer Einwirkungen (Wind, Regentropfen). Hierher gehört Musa, bei der, wie erwähnt, die Zerteilung der Blattspreite die Funktion nicht beeinträchtigt. Bei Heliconia dasyantha fand KARSTEN[1]), daß eine besondere Einrichtung besteht, welche eine Zerschlitzung der Blattspreite unter dem Einfluß von Regentropfen bedingt: es stirbt ein Randstreifen des Blattgewebes ab, ehe die Mittelpartie ihre vollständige Größe erreicht hat. Dadurch entstehen Spannungen, welche beim Auffallen von Regentropfen eine Zerschlitzung der Spreite bedingen.

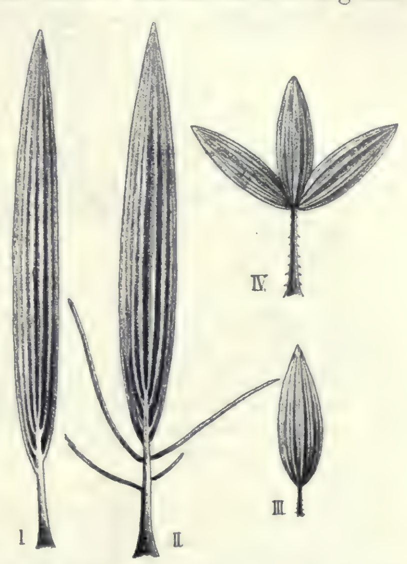


Fig. 338. Primärblätter (auf $^1/_6$ verkleinert). *I* und *II* von Phoenix canariensis, *III* und *IV* von Chamaerops excelsa.

2) Die Zertheilung findet beim Entfalten statt durch im Blatte vorhandene Spannungen, Cyclanthus bipartitus.

3) Die Trennungsstellen werden schon in der Knospe vorbereitet durch Absterben oder Verschleimen von Gewebe bei Palmen.

In den vorhin angeführten Fällen handelt es sich um Monokotylenblätter, deren Blätter die gewöhnliche Flächenstellung haben. Eine Anzahl besitzt aber Blätter mit Profil-(Vertikal)stellung und diese besitzen dann entweder radiär oder bilateral ausgebildete Blätter. Dahin gehören die Juncus-Arten mit radiären Blättern, die man früher für Sproßachsen gehalten hat, weil sie den Sproßachsen äußerlich und im anatomischen Bau gleichen (sie haben aber eine deutliche, wenngleich kleine Blattscheide und entstehen seitlich am Vegetationspunkt), ferner einige Allium-Arten und namentlich Iris, deren bilaterale Blätter vielfach Anlaß zu Kontroversen gegeben haben, selbst in Arbeiten neuesten Datums kann man (auf Grund anatomischer Untersuchungen) lesen, „daß die Irisblätter durch Verwachsung der beiden Blattflächen nach oben hin zustande kommen“ [2]).

Die Entwicklungsgeschichte der schwertförmigen Irisblätter zeigt Folgendes. Die Blattanlage hat auch hier dieselbe Form wie die oben beschriebenen, und ist auch hier bei ihrem Sichtbarwerden noch nicht stengelumfassend (Fig. 339 *A* b_1), was sie indes bald darauf wird (Fig. 339 *A* b_2). Das Primordialblatt wächst nun heran wie eine gewöhnliche Blattanlage. Ihr Scheitel, in der Figur mit *a* bezeichnet, wird sonst zur Spitze der Blatt-

[1]) Angeführt bei STAHL (auf dessen Abhandlung hin verwiesen sei), Regenfall und Blattgestalt. Ann. des jard. bot. de Buitenzorg, Vol. XI.

[2]) MASSART, a. a. O., p. 252. „La feuille d'Iris . . . doit être considérée phylogéniquement comme le produit de la soudure des deux moitiés de la feuille par leur face supérieure. Meiner Ansicht nach ist das eine durchaus haltlose Vorstellung.

lamina. Am Irisblatte aber liegt er später (vergl. 339 *B*) an der Stelle, wo die Blattspreite in die Blattscheide übergeht. Diese „Verschiebung“ erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte. Die Blattanlage erfährt bald (b_3 in Fig. 339 *A*) ein starkes Flächenwachstum und erhält infolge davon eine kahn- oder kapuzenförmige Gestalt. Auf ihrem Rücken ist das Flächenwachstum am stärksten. Hier behält eine Stelle den Charakter des Vegetationspunktes (*s* in b_4 Fig. 339 *A*), es wächst hier die Kante der Blätterlage aus zur Anlage der „schwertförmigen“ Lamina. Dieselbe ist aber nur da hohl, wo sie in die Scheide übergeht, in ihrem übrigen Hauptteile von Anfang an eine solide Gewebeplatte. Es sind an der Blattanlage jetzt also zwei Scheitel, der ursprüngliche *a* und der neue *s*. Bald erhält die Laminaranlage aber wirklich terminale Stellung. Den Übergang dazu veranschaulicht das größere Blatt in Fig. 339 *B*, wo der Blattgrund (der sich später zur Blattscheide entwickelt) von der Laminaranlage durch eine gestrichelte Linie abgegrenzt ist. Die Spreitenanlage hat zwar noch seitliche Stellung, ihre Mittellinie ist aber schon um ca. 45° gehoben, der ursprüngliche Scheitel *a* dagegen nimmt seitliche Stellung ein.

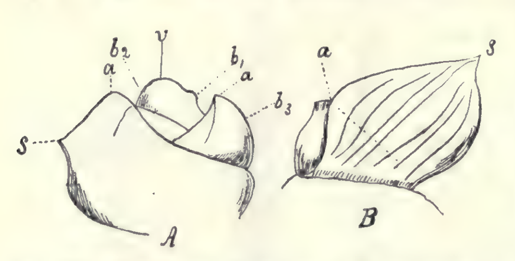


Fig. 339. Blattentwicklung von Iris variegata. *A* Frei präparierter Vegetationspunkt (*v*) mit vier Blattanlagen. Die mit *a* bezeichnete höchste Stelle der Blattanlage wird hier nicht zur Blattspitze, sondern zum oberen Teil der Blattscheide, die Spitze der Lamina ist mit *s* bezeichnet. *B* Zwei ältere Blätter von außen. (Vergr.)

Diese Art der Blattentwicklung ist eine interessante Parallelbildung zu derjenigen der Moosgattung Fissidens (p. 359). Bei beiden entsteht die Blattspreite als eine flügelförmige Wucherung der ursprünglichen Blattanlage, und da bei Iris diese Flügelbildung[1]) ausgeht von der Rückenkannte der Blattanlage, so sind an derselben von vornherein gewissermaßen die beiden Seiten der Blattanlage gleichmäßig beteiligt, so daß nicht zu verwundern ist, wenn sich dies auch im anatomischen Bau, namentlich im Gefäßbündelverlauf ausspricht, daß von einer „Verwachsung“ zweier Blattflächen weder im ontogenetischen noch im phylogenetischen Sinne die Rede sein kann, zeigt schon der Vergleich mit den radiären Juncus- und Alliumblättern, deren Entstehung wesentlich (wie ich schon a. a. O. zeigte) mit der der Irisblätter übereinstimmt; auf die wenigen Fälle von schildförmigen Blättern bei Monokotylen soll unten im Zusammenhang mit den anderen schildförmigen Blättern hingewiesen werden.

Bei den Dikotylen beruht die Entstehung der Gliederung des Blattes stets auf einer Verzweigung der Blattanlage, und zwar geht dieselbe aus von den Rändern der Blattanlage, die aber oft nach oben eingebogen sind, so daß es aussieht, als ob die Anlagen der Seitenglieder auf der Oberseite entstünden. Die Anlegung geschieht nach folgenden Haupttypen:

---

[1]) Man vergl. auch das p. 498 über die Flügelbildung im dorsalen Teile des Phormiumblattes Gesagte. Wenn diese flügelartige Wucherung sehr früh auftritt, wird sie zu Formen wie Iris führen, wahrscheinlich giebt es zwischen dem Verhalten von Iris und Phormium Übergänge.

1) Verhältnismäßig selten tritt eine Teilung des Blattvegetationspunktes (wie sie bei Farnen u. s. w. stattfindet) auf, so bei Utricularia [1]), Ceratophyllum demersum [2]) und offenbar auch Drosera binata und Dr. pedata mit gabelig verzweigten Blättern, diese Verzweigungsart ist nur möglich bei Blättern mit länger andauerndem Spitzenwachstum.

2) Die seitliche Verzweigung läßt folgende Typen erkennen:

a) Akropetale Entwicklung: alle Ausgliederungen des Blattes entstehen in gegen den Scheitel fortschreitender Reihenfolge, hierher z. B. Umbelliferen, Papilionaceen, Mimoseen, Caesalpinieen, Sambucus Ebulus u. a. Die Blattspitze selbst geht früh schon in den Dauerzustand über und unterhalb derselben bleibt eine Zone embryonal, an der nun in akropetaler Reihenfolge die Seitenteile auftreten, weshalb Sonntag sie zum „interkalaren" Typus rechnet, indes lassen sich die einzelnen Typen ohnedies nicht scharf voneinander abgrenzen.



Fig. 340. Acer platanoides, nach Deinega. *A* Außenansicht einer Knospe mit zwei jungen Blättern, *sp* Blattspreite, an der fünf Segmente angelegt sind. *B* Älteres Blatt von der Seite, der Verlauf der Leitbündel eingezeichnet. *C* Schema der Leitbündel, verlaufend im ausgewachsenen Blatte. *D* Querschnitt durch den basalen Teil einer Knospe (jedes Blatt erhält drei Gefäßbündel). *E* Höher geführter Schnitt. *F* Querschnitt durch den Blattstiel.

b) Basipetale Entwicklung, die jüngsten Blattausgliederungen sind die untersten (Myriophyllum, Hottonia, Rosa, alle „gefingerten" Blätter, Potentilla anserina, Helleborus foetidus, von gefiederten z. B. Sambucus nigra.

c) Divergent: Die Verzweigung geht von einer Stelle der Blattanlage aus nach oben und nach unten, Achillea Millefolium, die Blattzähne der Ulmusblätter u. a. Da bei nahe verwandten Pflanzen die Entwicklungsfolge z. B. der Fiederblättchen bald akropetal, basipetal ist, so ist diesen Differenzen nicht viel Gewicht beizulegen.

Man hat auch bei Dikotylen teilweise einen sympodialen Aufbau des Blattes angenommen, wie er oben für einige Aroideen angegeben wurde. Meist handelt es sich dabei um „handförmig" geteilte Blätter, mit basipetaler Anlage der Blattlappen. Bei dem in Fig. 340 *C* abgebildeten Blatte von Acer platanoïdes z. B. sind 5 Hauptzipfel vorhanden, ein mittlerer und zwei seitliche. Wie Fig. 340 *A* zeigt, entstehen die Zipfel in basipetaler Reihen-

[1]) Goebel, Morphol. und biolog. Studien. Ann. des jard. bot. de Buitenzorg, Vol. IX und a. a. O.).

[2]) Massart a. a. O.

folge, man kann den Vorgang aber auch so auffassen, daß nur zwei seitliche Zipfel vorhanden sind, aus denen dann die beiden unteren als Glieder zweiter Ordnung hervorsprossen[1]). Entwicklungsgeschichtlich ist hier schwer zu unterscheiden, ob sie direkt aus der Blattanlage (also als Glieder erster Ordnuug) entstehen oder nicht. Daß Blattzipfel sich nur auf ihrer Außenseite verzweigen, kommt häufig vor. Man denke sich z. B. in Fig. 73 das Chelidoniumblatt unterhalb der oberen Fiedern abgeschnitten, so würde ein 5zipfliges Blatt resultieren, dessen beide untere Lappen aber Aussprossungen der seitlichen sind. Indes sehe ich nicht recht ein, warum man ein derartiges Blatt ein cymöses nennen will, die einzelnen Glieder des Blattes sind ja gar nicht voneinander gesondert und der Begriff „cymöse Verzweigung" ist deshalb nicht eigentlich anwendbar. Die ganze Fragestellung kann von Bedeutung sein, wenn es sich um die Ableitung der Blattformen innerhalb eines Verwandtschaftskreises handelt, für die allgemeine Organographie scheint sie mir von wenig Gewicht. Jedenfalls aber geht Prantl viel zu weit, wenn er[2]) auch bei Achillea Millefolium annimmt, man könne die basipetal entstehenden Segmente als „auseinander hervorsprossend", das Blatt also in seinem unteren Teile als ein cymöses betrachten. Hier zeigt die Entwicklungsgeschichte, daß die basipetal entstehenden Fiedern aus einer Randzone hervorsprossen, die meristematisch bleibt, während im inneren Teil des Blattes, wie das Auftreten von Intercellularräumen zuerst erkennen läßt, schon die Gewebegliederung begonnen hat. Die Fiedern sind wie sonst Aussprossungen des (nach oben etwas eingebogenen) Blattrandes, ich habe kein Anzeichen finden können, das auf eine genetische Beziehung derselben untereinander hindeuten würde.

An eine solche könnte man auch denken bei den Pflanzen, welche „unterbrochen gefiederte" Blätter haben, d. h. solche, bei denen abwechselnd Fiederblättchen sehr verschiedener Größe vorkommen. Bekannte Beispiele dafür finden sich unter den Solaneen (Sol. tuberosum), Rosaceen (Spiraea Filipendula, Geum-Arten, Potentilla anserina u. a.[3]). Es wurde p. 111 darauf hingewiesen, daß die klein bleibenden Fiederblättchen die Zwischenräume zwischen den größeren ausfüllen und daß Analoges auch bei Algen vorkomme. Hier ist nun die Entstehung dieser kleinen Fiederblättchen zu erwähnen. Man könnte sie als Seitenfiedern der Fiedern erster Ordnung, welche auf die Blattspindel verschoben wären, betrachten. Allein die Entwicklungsgeschichte, soweit sie bekannt ist, spricht dafür, sie als selbständige Bildungen zu betrachten. Ihre Anlegung erfolgt später als die der größeren, und auch dafür haben wir in den früher citierten Alge Euptilota plumosa (Fig. 50) einen interessanten Parallelfall. Wie man sich leicht überzeugen kann, entstehen auch bei dieser die größeren Fiedern früher als die kleineren ihnen gegenüberstehenden. Ich betrachte die kleinen Fiedern als (wahrscheinlich durch Korrelation) rückgebildete Fiedern erster Ordnung, nicht aber als eingeschobene Neubildungen (was man auch annehmen könnte). Für diese Auffassung[4]) spricht, wie mir scheint, auch die Thatsache, daß

---

[1]) Dafür könnte man den Gefäßbündelverlauf anführen; es treten in das Blatt 3 Hauptnerven, in den mittleren und die beiden oberen Zipfel ein. Die Gefäßbündel *IV* und *V* vereinigen sich im Blattgrund mit *II* zu einem Strang, man kann darnach vermuten, daß auch die betreffenden Blattzipfel zusammen gehören.

[2]) a. a. O., p. 280.

[3]) Auch Reseda alba nach Sonntag. a. a. O., p. 247.

[4]) Es wird allerdings nochmals zu prüfen sein, ob in Fällen, wie Spiraea Filipendula nicht die zuerst erwähnte, bisher, wie es scheint, nicht ins Auge gefaßte Auffassung berechtigt ist. Eine Zeichnung von Massart (a. a. O., Pl. II, Fig. 33) würde dafür sprechen; es könnten übrigens auch beide Fälle vorkommen.

diese interponierten Fiedern bei schwächlicher entwickelten Blättern, z. B. der Kartoffel, ganz fehlen können.

Hier sei noch besonders darauf hingewiesen, daß durch verhältnismäßig geringe Verschiedenheiten in der Verteilung des Wachstums aus einer und derselben Blattanlage äußerlich recht verschiedene Blattformen hervorgehen können. Nehmen wir z. B. an eine Blattanlage bilde auf jeder Seite fünf seitliche Anlagen, so geht daraus hervor, ein Blatt mit 5 Randkerben hervor, wenn die Lamina selbst stark, die seitlichen Anlagen wenig wachsen; das Blatt wird ein gefiedertes werden, wenn die Laminateile zwischen den Anlagen stark in die Länge, wenig in die Breite wachsen[1]), ebenso die Basis jeder „Anlage", ein gefingertes, wenn die Laminateile zwischen den Anlagen kaum mehr wachsen. Daß in der That gefiederte und gefingerte Blätter nur unwesentlich von einander unterschieden sind, sehen wir u. a. bei Aesculus Hippocastanum, der gewöhnlich gefingerte, gelegentlich aber gefiederte hat.

Ein besonders eigentümliches Aussehen gewinnen gegliederte Blätter, welche stiellos und sehr tief geteilt sind, die einzelnen Blattzipfel nehmen dann das Aussehen selbständiger Blätter an und sind teilweise auch als solche beschrieben worden. Da diese Fälle auch in biologischer Beziehung von Interesse sind, so seien zwei Beispiele dafür angeführt.

Alchemilla nivalis ist eine Pflanze der hohen Anden. Scheinbar besitzt sie wirtelig gestellte, unten zu einer Scheide verwachsene Blätter. In Wirklichkeit stehen, wie man schon aus der Thatsache, daß die Bätter der Scheinwirtel nicht alternieren (Fig. 341, 2), schließen kann, die Blätter

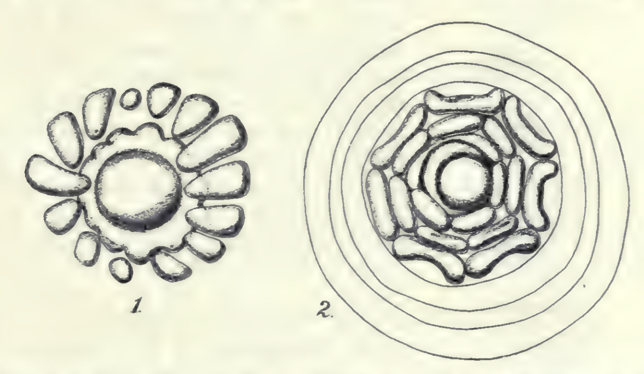


Fig. 341. Sproßscheitel *1* von Limnophila heterophylla, *2* von Alchemilla nivalis von oben, vergr. In der Mitte der Vegetationspunkt, an dem oben links eine junge Blattanlage entstanden ist. Die älteren Blätter in Teilblättchen tief geteilt, bei den beiden äußersten ist der ringförmige Scheidenteil getroffen.

einzeln. Die Blattanlagen werden zunächst einseitig am Vegetationspunkt angelegt, umfassen ihn aber bald ringförmig. Der Ringwall selbst aber tritt ganz zurück gegen die in absteigender Reihenfolge aus ihm hervorsprossenden Blattzipfel, welche alle annähernd gleiche Größe erreichen und deshalb scheinbar als Blattwirtel erscheinen.

Wie ich früher hervorhob[2]), sind die Laubblätter dieser Alchemilla-Art offenbar auf ganz dieselbe Weise zustande gekommen, wie die Hochblätter

---

[1]) Davon kann man sich auch leicht durch die Übergangsformen zwischen gekerbten und gefiederten (resp. fiederschnittigen) Blättern überzeugen, wie sie z. B. bei Scabiosa Columbaria vorkommen (Fig. 356).

[2]) Vergl. S. II, p. 33 ff. und die dort gegebenen Abbildungen von Alchemilla.

anderer Alchemilla-Arten, welche gestielte Blätter mit gewöhnlich geformter Blattspreite haben. Der Stiel ist unausgebildet geblieben, die Scheide stark entwickelt, sie greift ganz um den Vegetationspunkt herum. Wir können die biologische Bedeutung dieser Blattbildung einigermaßen verstehen, wenn wir bedenken, daß die jugendlichen Sproßteile durch die ineinandergeschachtelten Blattscheiden vortrefflich geschützt sind und die kleinen Teilblättchen dem (physiologisch) xerophilen Standort entsprechen. Das zweite Beispiel, Limnophila heterophylla ist einer Sumpfpflanze entnommen, deren untergetaucht wachsende Sproßteile scheinbar wirtelig stehende Blätter tragen (Fig. 352), während die über das Wasser tretenden Sproßenden zweizählige gekreuzte Wirtel tragen. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung (Fig. 341, 1) zeigt nun, daß auch die Wasserblätter in zweizähligen, bald untereinander zu einem Ringwall vereinigten Wirteln auftreten, jedes Blatt bildet in absteigender Reihenfolge zahlreiche Blattzipfel (die ihrerseits sich wieder verzweigen). Nach oben hin am Sprosse wird zunächst der Mittelzipfel größer als die seitlichen, deren Bildung schließlich ganz unterbleibt, resp. nur durch randständige Blattzähne angedeutet wird. Wir kommen auf diese Pflanze unten bei Besprechung der biologischen Bedeutung der Blattformen zurück.


Fig. 342. Limnophila heterophylla (1/2 Naturgr.), Wasserblätter, Luftblätter und Übergewicht zwischen beiden.

Schildförmige Blätter[1]). Als schildförmige Blätter bezeichnen wir solche, bei denen die Blattfläche nicht direkt in den Blattstiel übergeht, sondern die Spreite über den Stiel hinauswächst. Es erfolgt dies bei den schildförmigen Laubblättern stets dadurch, daß auf der Oberseite des Blattes (seiner Rückenseite) eine Zone des jungen Blattes dicht an der ursprünglichen Einfügungsstelle des Stieles sich an der Spreitenbildung beteiligt. Nur bei Kotyledonen und einigen Nieder-, Hoch- und Staubblättern[2]) finden wir, daß auf der Blattunterseite ein die Spreite fortsetzender Auswuchs auftritt, DECANDOLLE hat demnach epipeltate und hypopeltate Blätter unterschieden. Bei den letzteren handelt es sich wohl meist um Schutzvorrichtungen (von den „versatilen“ Antheren abgesehen), so sind die Niederblätter einiger Asparagus-Arten schildförmig, was einen ausgiebigen Schutz der Sproßknospe herbeiführt. Bei den meisten hierher gehörigen Arten fallen diese Niederblätter späterhin ab, sie sind nur Schutzorgane. Aber bei dem in Fig. 343 abgebildeten Asp. plumosus

[1]) Vergl. Entwicklungsgesch., p. 234 ff. Eine Aufzählung der schildförmigen Blätter (ohne Berücksichtigung der neueren entwicklungsgeschichtlichen Litteratur) hat C. DECANDOLLE gegeben (Sur les feuilles peltées. Bulletin des travaux de la société botanique de Genève 1898/89, No. 9).

[2]) Darauf, daß die mit versatilen Antheren versehenen Staubblätter mit den schildförmigen Blättern ihrer Bildungsweise nach übereinstimmen, habe ich schon a. a. O. hingewiesen.

wird der Auswuchs der Blattunterseite später zu einem von der Sproßachse abstehenden harten Dorn resp. Haken, welcher als Kletterorgan benutzt wird. — Ebenso sind z. B. die Pollensäcke von Juniperus durch eine die schuppenförmige Lamina des Schutzblattes fortsetzende Wucherung geschützt, welche ich mit einem Indusium verglichen habe[1]); bei den schildförmigen Kotyledonen, z. B. denen der Gräser, handelt es sich um eine möglichst große Berührungsfläche mit dem Endosperm, in den Samen der Eiche ist die kurze „radicula" von den nach unten hin ausgewachsenen Kotyledonen schützend umhüllt.

Weniger klar liegt die Frage nach der biologischen Bedeutung bei den schildförmigen Laubblättern. Zunächst haben wir zwei Gruppen zu unterscheiden: die kurzgestielten und die langgestielten.

Kurzgestielte, schildförmige Blätter sind mir nur von einigen epiphytischen Trichomanes-Arten bekannt, so bei Trichomanes Hildebrandtii[2]), Tr. peltatum und Tr. Motleyi (bei letzterem sind nicht immer alle Blätter schildförmig). Wenn wir bedenken, daß auch bei anderen Trichomanes-Arten (z. B. Tr. brachypus) die Blätter der Baumrinde dicht anliegen (sie sind an ihr durch Rhizoïden befestigt), daß manche Acrosticheen ferner gleichfalls derartige Blätter bilden, so wird man annehmen müssen, daß die Schildform bei gegebener Größe der Blattfläche einerseits für das Festhalten von Wasser, andererseits für den Schutz der zarten (hier wurzellosen) Stämmchen ganz besonders geeignet ist.

Ganz andere Gesichtspunkte kommen bei den mit stark entwickeltem Stiel versehenen Schildblättern in Betracht. Zunächst ist hervorzuheben, daß die Größe des zur Schildform führenden Auswuchses eine sehr verschiedene ist. Das „Ideal" eines schildförmigen Blattes wäre ein solches, dessen Stiel in

Fig. 343. Austreibender Sproß von Asparagus plumosus mit schildförmigen Niederblättern, deren unterer Teil später von der Sproßachse absteht, erhärtet und zum „Kletterdorn" wird.

der Mitte der annähernd kreisrunden Blattfläche eingefügt ist (diesem Ideale nähert sich z. B. Nelumbium). Bei anderen, wie manchen Caladiumarten, ist der vordere (über den Stiel hinausgewachsene) Teil der Blattfläche viel kleiner als der hintere. Wahrscheinlich tritt die Schildform in derartigen Fällen später ein als in solchen wie Nelumbium.

Schildförmige Blätter finden sich bei Pflanzen, die unter sehr verschiedenen Lebensbedingungen stehen: Wasserpflanzen und Landpflanzen, und unter den letzteren bei Succulenten (Umbilicus), Kletterpflanzen (Tropaeolum majus), Bäumen (Sterculia platanifolia) u. s. w.; sie sind bald klein (wie bei Utr. peltata, wo sie nur $^1/_2$ cm im Durchmesser haben), bald verhältnismäßig sehr groß, wie bei Victoria regia, wo sie

[1]) Beitr. zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeit. 1881. DECANDOLLE, Sur les phyllomes hypopeltés. Bull. des travaux de la société bot. de Genève, 1895/97, No. 8, Genève 1897.

[2]) Vergl. GIESENHAGEN, Die Hymenophyllaceen. Flora, Bd. 48, 1890, p. 452; G. KARSTEN, Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. XII, p. 127 ff., woselbst auch die Entwicklungsgeschichte der Blätter gegeben ist. Es geht daraus hervor, daß diese Blätter, dem früh aufhörenden Spitzenwachstum entsprechend, nie eine eingerollte Knospenlage haben.

einen Durchmesser von 2,5 m erreichen können. Sie finden sich fast ausschließlich bei Pflanzen mit zerstreuter Blattstellung, nur bei wenigen Pflanzen mit gekreuzter Blattstellung sind Schildblätter vorhanden. Biologisch ist dies leicht verständlich. Die schildförmigen Blattspreiten erfordern zu ihrer Entfaltung mehr Raum als die anderen. Sie stehen vielfach auf orthotropen Stielen und würden, wenn sie dichtgedrängt stehen, sich decken (vgl. auch p. 99). Bei Pflanzen mit kriechenden Rhizomen oder Kletterpflanzen erscheint ein Schildblatt besonders geeignet, um die Blattfläche gewissermaßen auf dem kürzesten Wege in die Transversalstellung zum Licht auszubreiten und die Nachbarpflanzen, die als Konkurrenten um den Lichtgenuß auftreten, zu beschatten. Aber wenngleich diese Erwägung auf viele Schildblätter paßt, so ist sie doch nicht genügend, um die Entstehung derselben kausal irgend verständlich zu machen: wir werden nur sagen können, daß die oben genannten Faktoren diese Entstehung begünstigen. Übrigens ist ein Blatt, dessen untere Teile, wie bei dem Endteile von Geum bulgaricum (Fig. 81), weit übergreifen, biologisch einem schildförmigen gleichwertig. Eine Beziehung der Schildform der Spreite zur Länge des Stieles und zur Blattstellung läßt sich also in vielen Fällen deutlich erkennen.

Wo, wie bei Utr. peltata, die schildförmigen Blätter verhältnismäßig klein und nicht sehr langgestielt sind, finden wir doch verwandte Formen (Utr. nelumbifolia) mit langgestielten größeren schildförmigen Blättern und werden annehmen dürfen, daß die ersteren vielleicht von ursprünglich langgestielten Formen abzuleiten sind. Die Beziehung zwischen Blattstiellänge und Schildform tritt auch in der Einzelentwicklung mancher hierher gehöriger Pflanzen deutlich hervor: bei Umbilicus Fig. 344 sind die basalen Blätter langgestielt, schildförmig (oben meist konkav vertieft), die am blühenden Sproß stehenden Blätter (namentlich die Deckblätter der Blüten), verlieren ihre Schildform, es treten gewöhnliche Blätter mit kurzen Stielen auf. Ähnlich ist es bei der Berberidee Diphylleia cymosa, wo die oberen, kurzgestielten Blätter (aber nicht immer) die Schildform ganz oder beinahe ganz verlieren.

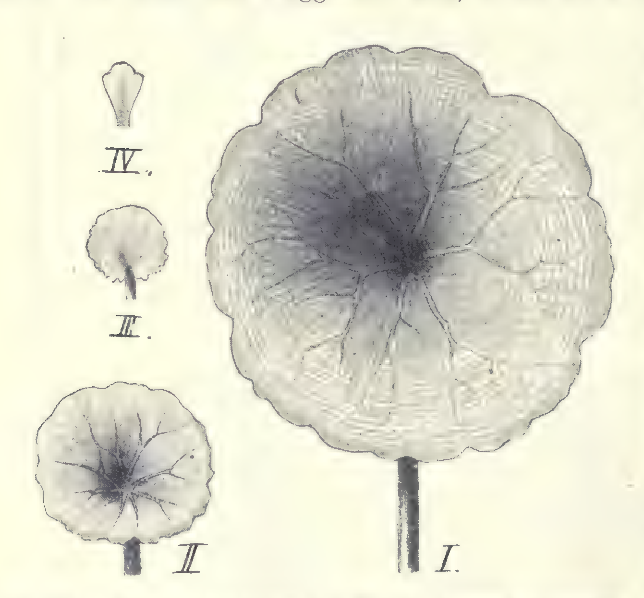


Fig. 344. Umbilicus pendulinus I (nat. Gr.). *I* basales Laubblatt, *II* höher oben am Sproß stehendes, *III* und *IV* Hochblätter.

An der Keimpflanze tritt die Schildform meist schon bei den Primärblättern auf (Tropaeolum majus und minus, Nelumbium), doch fand ich bei Umbilicus pendulinus öfters Primärblätter der gewöhnlichen Form,

auch bei den Drosera-Arten mit Schildblättern tritt zunächst wohl immer eine Rosette von der gewöhnlichen Droseraceenblattform auf.

Für die Entwicklungsgeschichte der schildförmigen Blätter charakteristisch ist zunächst, daß sie alle dem basipetalen Typus angehören; wir werden dies insofern verständlich finden, als ja die Schildform, wie oben erwähnt, eben auch einem an der Basis der Blattlamina vor sich gehenden Entwicklungsvorgang ihren Ursprung verdankt. Übrigens zeigt die Entwicklungsgeschichte der Schildblätter im Grunde keine anderen Wachstumsvorgänge als die schildförmiger Haare, wie sie z. B. bei Farnen, bei Elaeagnaceen u. a. vorkommen; die alte Auffassung, daß es sich bei den Schildblättern um eine Verwachsung der über den Blattstiel hinausragenden Blattränder handle, ist eine irrige, nur in biologischem Sinne ist sie einigermaßen berechtigt, insofern, als, wie oben dargelegt wurde, die schildförmigen Blätter mit den herzförmigen etc. (mit über die Blattstieleinfügung hervorragenden unteren Blatträndern) ihrem Verhalten nach wesentlich übereinstimmen.

Manche schildförmigen Blätter sind offenbar hervorgegangen aus gewöhnlichen Blättern, die ursprünglich eine reichere Gliederung der Blattspreite besaßen. Ich habe für Hydrocotyle vulgaris (vgl. Entwicklungsgeschichte, p. 234) hervorgehoben, daß die Gliederung im Jugendzustande viel mehr hervortritt als im fertigen, und ähnlich ist es bei Tropaeolum majus und minus, deren Blätter im entfalteten Zustande scheinbar ganzrandig sind, während die Jugendstadien an die eingeschnittenen Blätter von Trop. aduncum u. a. erinnern. Massart (a. a. O., p. 81 des S. A.) hält dem entgegen, daß diese Thatsache sich auch bei Umbilicus finde, während die verwandten Gattungen Blätter besäßen, welche in allen Stadien ihrer Entwicklung ganzrandig seien. Dabei ist aber übersehen, daß Bryophyllum gegliederte Blätter besitzt, und eine Bryophyllum-Art ist zur Bildung von Schildblättern übergegangen. Es ist dies Bryoph. crenatum Baker; die am Rande gekerbten Blätter bilden erst ziemlich hoch an der Sproßachse (wenigstens an dem einzigen mir vorliegenden lebenden Exemplare) an ihrer Basis einen nach oben etwas aufgestülpten, ziemlich kurz bleibenden Auswuchs, dessen etwaige biologische Bedeutung näher zu untersuchen ist.

Entwicklungsgeschichtlich stimmen mit den Schildblättern bis zu einem gewissen Grade überein die schlauchförmigen Blätter, die wir bei einer Anzahl Insektivoren finden. Damit ist freilich keineswegs gesagt, daß plylogenetisch eine solche Ableitung anzunehmen sei, wenigstens wüßte ich dafür keine Thatsachen anzuführen. Cephalotus follicularis, die einzige Pflanze, welche außer Utricularieen neben den Schlauchblättern auch noch anders gestaltete hervorbringt, hat diese nicht schildförmig, sondern normal flach entwickelt. Gelegentlich findet man Mittelbildungen zwischen beiden Blattformen (Fig. 345), Blätter mit



Fig. 345. Cephalotus follicularis. Mittelbildung zwischen einem Schlauch- und einem gewöhnlichen Blatte; auf der Blattoberseite befindet sich eine Einsenkung, das Blatt ist nach Erreichung des in Fig. 346 *I* abgebildeten Stadiums ohne weitere Gestaltveränderung weitergewachsen.

einer Einstülpung auf der Oberseite, aber auch diese nähern sich nicht der Schildform und sind ihrerseits, wenn man die Entwicklungsgeschichte der Schlauchblätter kennt, leicht verständlich als Hemmungsbildungen, ohne daß man sie als atavistische Gebilde zu betrachten braucht, zumal

Schlauchblätter auch bei Lebermoosen auftreten (p. 284 ff.), wo keine schildförmigen Blätter bekannt sind. Verfolgen wir die Entwicklungsgeschichte [1]) (Fig. 346), so sehen wir bei dem Blatte eine Einsenkung auf der Oberseite auftreten, die allmählich tiefer wird. Der untere Rand der Ein-

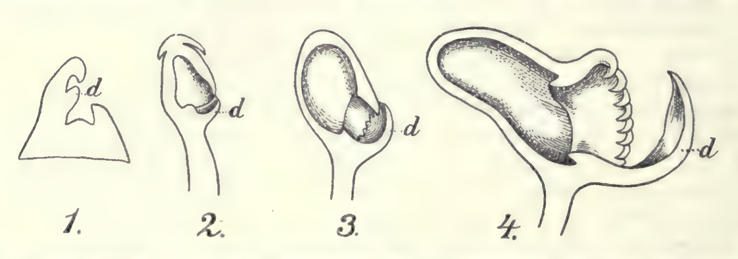


Fig. 346. Cephalotus follicularis, Entwicklung der Kannenblätter (nach EICHLER teilweise anders orientiert). Auswuchs der Blattoberseite, dessen oberer Teil sich hier zum Deckel gestaltet.

senkung (*d* Fig. 346) — der Neubildung bei den schildförmigen Blättern entsprechend — wird hier (in seinem oberen Teile) zum Deckel (außerdem bildet er einen Teil des kragenförmig verdickten Einganges), der obere Teil der Blattanlage bildet den eigentlichen Schlauch, der sich später auf dem Stiele so zurückbiegt, daß der Deckel oben zu liegen kommt.

Vergleichen wir damit die schlauchförmigen Blätter von Nepenthes, Sarracenia, Utricularia (und Verwandten), sämtlich wie Cephalotus zu den Insektivoren gehörig, so finden wir, was die Entwicklungsgeschichte betrifft, ganz übereinstimmende Verhältnisse, nur die Ausgestaltung ist eine andere. Da ich diese in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen“ ausführlich besprochen habe, so sei hier nur ganz kurz auf den Aufbau hingewiesen. Der Teil, der bei Fig. 346 mit *d* bezeichnet ist und bei Cephalotus hauptsächlich zur Deckelbildung verwendet wird, dient bei den genannten Pflanzen zum Aufbau des einen Teiles der Schlauchwand, der Deckel wird bei Sarracenia aus dem oberen (der Blattspitze entsprechenden) Teile der Schlauchwand gebildet, der bei Utricularia und Polypompholyx zu dem merkwürdigen Klappventil auswächst, welche den Eingang in den Schlauch verschließt, während bei Genlisea zwei seitliche Teile der Schlauchblattmündung zu langen, später gedrehten Armen auswachsen [2]). Bei Nepenthes entsteht der Deckel als Auswuchs unterhalb der Blattspitze (vergl. S. Taf. XXI), die Blätter sind hier auch dadurch merkwürdig, daß der Blattgrund sich später zu einer spreitenartigen Fläche entwickelt, während zwischen ihm und der Kanne ein stielartiger, meist als Ranke dienender Teil eingeschoben wird.

Außer bei Insektivoren sind Schlauchblätter (von abnormen Bildungen abgesehen) nur noch bekannt bei der epiphytisch lebenden Dischidia Rafflesiana (vergl. die Abbildung und Litteratur [3]) in S. I, p. 233) und den Hochblättern von Margraviaceen. Bei Dischidia Rafflesiana entspricht aber die Innenseite des Schlauchblattes der Blattunterseite, nicht wie bei den oben angeführten Fällen der Blattoberseite, und die auf der Unterseite konkaven Blätter einer anderen Asclepiadee, des Conchophyllum imbricatum bilden

[1]) Vergl. EICHLER, Über die Schlauchblätter von Cephalotus follicularis LAB. Jahrb. des königl. bot. Gartens in Berlin, Bd. 1, 1881, p. 193.

[2]) Betreffs der merkwürdigen Struktur der Utricularieen-Schläuche sei gleichfalls auf das a. a. O. Gesagte verwiesen.

[3]) Namentlich TREUB, Sur les urnes du Dischidia Rafflesiana, Annales des j. bot. de Buitenzorg, Vol. III, p. 13 ff.

eine Art Übergang zu den Schlauchblättern der genannten Pflanze. Auch bei den merkwürdigen Brakteen mancher Margraviaceen entspricht offenbar die Innenseite des Schlauchblattes der Blattunterseite.

§ 4. Beziehungen zwischen Nervatur und Blattentwicklung [1]).

Bei Besprechung der Blattbildung der Farne wurde auf die Beziehungen zwischen Blattnervatur und Blattwachstum hingewiesen. Solche Beziehungen finden sich, wenngleich in anderer Weise, auch bei den Angiospermen. Die Aufgabe der Blattnerven ist bekanntlich eine doppelte: eine mechanische und eine ernährungsphysiologische.

Ebenso ist bekannt, daß zwischen den Monokotylen-Blättern mit streifiger Nervatur und den Dikotylen mit „Netznervatur" Unterschiede bestehen, die indes keineswegs durchgreifende sind, einerseits giebt es unter den Monokotylen nicht wenige (namentlich unter den Aroideen), welche dikotyle Nervatur haben, andererseits unter den Dikotylenlaubblättern auch solche mit monokotyler Nervatur (Eryngium-Arten mit monokotylenähnlichen Blättern, Plantago media u. a).

Namentlich aber finden wir, was gewöhnlich zu wenig beachtet wird, bei einer und derselben Pflanze Unterschiede in der Nervatur der verschiedenen Blattformen. Die Nervatur der Hochblätter, Kelchblätter, der Blumenblätter etc. ist, wo diese Blattformen von den Laubblättern beträchtlich abweichen, eine andere als die der letzteren. Das legt die Frage nach den Beziehungen zwischen Blattgestaltung und Verlauf der Blattnerven ohne weiteres nahe.

Die Untersuchungen über Blattnervatur sind bisher meist nur mit Berücksichtigung der Verhältnisse im fertigen Blatte gemacht worden, wo die ursprüngliche Anordnung der Leitbündel vielfach nicht mehr recht kenntlich ist, da Auszweigungen, Anastomosen, Bildung von starken Mittelrippen etc. die ursprüngliche Anordnung verdecken. Außerdem ist mit einfachen Schlagworten, wie „streifige" und „netzartige" Nervatur nicht auszukommen, es handelt sich darum, wie in einem größeren Verwandtschaftskreise Blattnervatur und Blattwachstum zusammenhängen. Dies sei zunächst am Beispiel der Monokotylen gezeigt, bei denen sich nachweisen läßt, daß die scheinbar großen Verschiedenheiten, welche die Blattnervatur darbietet, doch nur Modifikationen eines „Typus" sind, ähnlich wie wir fast alle monokotyle Blüten auf einen Typus zurückführen können.

a) Typische, monokotyle Nervatur entsteht, wenn eine Blattanlage, dem Stamm mit breiter Basis aufsitzend, in allen Teilen (aber zu verschiedenen Zeiten!) annähernd gleichmäßig in die Länge und Quere wächst. Die in das Blatt eintretenden Leitbündel (von denen das mediane sich zunächst ausbildet) durchziehen das Blatt dann der Länge nach annähernd gleichmäßig von der Basis gegen die Spitze hin. Diesen Typus finden wir z. B. bei den Gräsern, unter den Dikotylen bei den Eryngien mit monokotylenähnlichen Blättern und, mit wenig starken Abweichungen, auch bei manchen Hochblättern. Die Blattnerven treten in allen diesen Fällen nicht oder wenig über die Blattfläche hervor. Nur eine kleine Modifikation ist es, wenn der obere Teil der Blattanlage sich durch stärkeres Breitenwachstum zur Blattfläche ausbildet, die vom Blattstiel nicht sehr verschieden einen stärker bogigen Verlauf der Nerven aufweist.

---

[1]) Vergl. DEINEGA a. a. O. (Flora 1898).

So bei Eichhornia crassipes (Fig. 347). Im Stiel, d. h. dem Teil der Blattspreite, der nur wenig in die Breite wächst, behalten die Leitbündel ihre parallele Anordnung, im Spreitenteil werden sie stark bogig.

Ähnlich ist es bei den späteren Primärblättern von Sagittaria u. a. Derartig konstruierte Spreiten können ohne bedeutenden Aufwand von Baumaterial (zu ihrer Festigung) oder besondere Einrichtungen, (wie die für Curculigo u. a. oben erwähnte Faltenbildung) eine bedeutende Flächenentwicklung nicht erreichen, wir sehen sie deshalb bei Pflanzen, die späterhin größere oder besonderen Aufgaben angepaßte Blätter hervorbringen, auf die verhältnismäßig klein bleibenden Primärblätter beschränkt, wofür die Keimung von Phoenix (Fig. 338) und anderen Palmen ein oben erörtertes lehrreiches Beispiel liefert. Hier sei auf andere Monokotylen hingewiesen, bei denen wir finden, daß die Vergrößerung der Blattfläche ermöglicht wird[1]) durch die Ausbildung einer dicken, mittleren Partie, an der die dünnen Seitenteile gewissermaßen aufgehängt sind. Es ist von Interesse zu sehen, in wie verschiedenen Abstufungen dies auftritt, bis wir endlich zu Blättern gelangen, die, wie die Musa-Arten, eine mehrere Meter lange Blattfläche haben, die an einer dicken „Mittelrippe“ befestigt ist. Diese Form ist aber nur das Endglied eines Wachstumsvorganges, den wir in seinen Anfängen, z. B. bei Funkia ovata sehen (Fig. 348). Wir sehen hier eine Blattlamina von annähernd eiförmigem Umriß, die in einen rinnenförmigen Blattstiel, d. h. den Teil der Blattanlage, der sich nur wenig verbreitert hat, übergeht, der Blattstiel ist aber, was den Gefäßbündelverlauf betrifft, wenig von der Spreite verschieden, die Bündel sind in einer Reihe in ihm angeordnet.



Fig. 347. Eichhornia crassipes (nach Deinega). *A* junges Blatt, *a* Blattspreite, *b* Blattgrund, *c* Zone, aus welcher sich später der Blattstiel entwickeln wird. *B* oberer Teil eines älteren Blattes, *C* Schema des Bündelverlaufes im ausgebildeten Blatt.

Im unteren Teil der Blattspreite aber sehen wir schon die Andeutung eines „Mittelnerven“. Die Bündel erscheinen hier gehäuft, indem sie zunächst parallel verlaufen und dann erst in die Blattfläche einbiegen, zugleich ist hier die Blattfläche dicker als oben und an den Seiten. Nehmen wir an, die Gefäßbündel seien ursprünglich in der Blattanlage alle annähernd parallel angeordnet und das Breitenwachstum des Blattes schreite von oben nach unten fort, erfolge anfangs annähernd gleichmäßig, dann hauptsächlich an den Rändern, weil in dem unteren Teile sich zunächst die dickere mittlere Partie aufbaut, so müssen oben die Gefäßbündel den in Fig. 348 *B* schematisch angedeuteten Verlauf nehmen. Die erst angelegten Bündel haben den gewöhnlichen Verlauf,

---

[1]) Ich gebrauche absichtlich diesen Ausdruck. Ich führe die Thatsache, daß, wir z. B. bei Aroideen große Blattflächen finden, nicht darauf zurück, daß sie die weiterhin zu schildernde „Nervatur“ haben, sondern sage: diese Nervatur ermöglicht die Erreichung einer bedeutenderen Blattgröße, wir können sie aber auch bei kleinen Blättern finden, bedingt durch innere Eigenschaften der Familie, die aber für die Entwicklung großer Blattflächen die Entwicklungsmöglichkeit liefert.

je weiter nach unten, desto mehr Bündel waren schon im mittleren Blattteile, ehe das Breitenwachstum begann, das sie zum Ausbiegen in die jüngeren Blattteile veranlaßt. Es entspricht dieses Auftreten eines „Mittelnerven" (der aber nur durch stärkere Zusammendrängung der gewöhnlichen Nerven entsteht), an der Blattbasis einerseits, wie auch oben für die Palmen erwähnt wurde, dem „interkalaren" Wachstum des Blattes, andererseits der stärkeren mechanischen Inanspruchnahme der Blattbasis. Wesentlich ganz ähnliche Verhältnisse finden wir bei

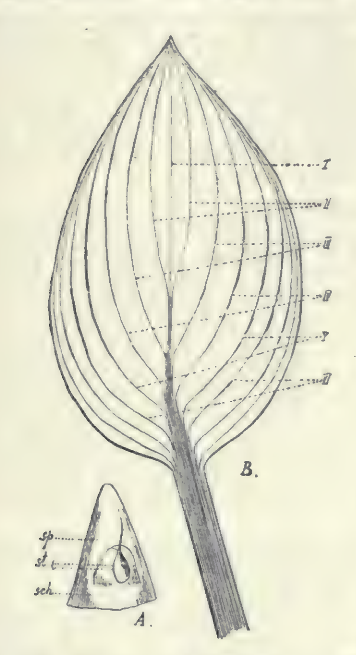


Fig. 348. Funkia (nach DEINEGA.) *A* Blattanlage, welche den Vegetationspunkt umschließt, differenziert in Blattgrund *(sch)* und Spreitenanlage *(sp)*, der Blattstiel geht später aus der Zone *st* hervor. *B* Schema des Bündelverlaufes im ausgebildetenBlatte.

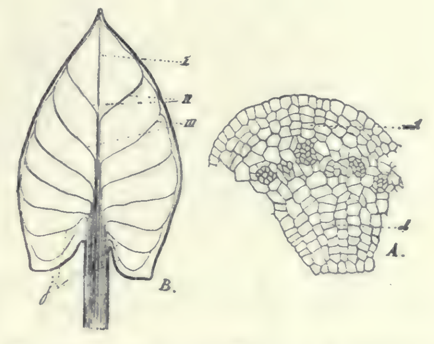


Fig. 349. (Nach DEINEGA.) Xanthosoma (Aroidee). *A* Querschnitt durch den Blattstiel (die obere Seite *ob* nach unten gekehrt), welche das „sekundäre Dickenwachstum" des Blattstieles zeigt. *B* Schema des Gefäßbündelverlaufes, welches scheinbar von dem der Monokotylen abweicht; die jüngsten Gefäßbündel *(j)* biegen in den unteren Teil des Blattes aus.

Aroïdeen, dies zeigt das Schema von Xanthosoma (Fig. 349), nur haben wir hier eine viel stärkere, von zahlreichen Bündeln durchzogene, nach oben hin aber verschwindende „Mittelrippe". Auch hier gehen die ältesten, d. h. am frühesten differenzierten Bündel am weitesten nach oben, aus der Mittelrippe biegen die Bündel in die Blattfläche aus entsprechend der Thatsache, daß diese gewissermaßen als Flügel beiderseits aus der dickeren Mittelpartie herauswächst, dies Wachstum erfolgt aber auch hier früher oben als unten, und damit steht der Bündelverlauf im Zusammenhang. Im Blattstiel haben wir hier die Bündel nicht in einer Reihe angeordnet wie bei den Monokotylen, bei welchen er von der Spreite verhältnismäßig wenig scharf abgegliedert ist, sondern über den Querschnitt zerstreut. Dies beruht darauf, daß der Stiel, der seiner größeren mechanischen Anspruchnahme entsprechend sich mehr der Cylinderform nähert, ein nachträgliches Dickenwachstum des Grundgewebes erfährt (Fig. 349 *A*). Nun ändert sich auch die Anordnung der Bündel, die jüngeren (die ihrer Entstehung entsprechend an den Seitenteilen der Blattscheide sich finden), biegen sich im Blattstiel nach oben, sie sind es, die in die unteren Teile der Blattfläche ausbiegen. Die Hoch-

blätter der Aroideen (welche dem Scheidenteile von Laubblättern entsprechen) haben dagegen die gewöhnliche monokotyle Nervatur, hier tritt von vornherein (mit Ausnahme der Spitze) ein gleichmäßig verteiltes Wachstum ein wie bei einem Grasblatt.

Im Vorstehenden ist zweierlei nachzuweisen versucht. Erstens konnten wir morphologisch ein Aroideenblatt (und dasselbe gilt offenbar auch für die Scitamineen, Musaceen, Cannaceen[1]) u. a.) von einem Grasblatte, auch was den Gefäßbündelverlauf betrifft, ableiten und zeigen, wie dieser mit dem Blattwachstum in Beziehung steht, zweitens sahen wir, wie die Organisation des Blattes, namentlich das Auftreten eines Mittelnerven mit der Blattgröße in Beziehung steht.

b) Was die Nervatur der Dikotylenblätter anbelangt, so zeigen schon die oben angeführten Beispiele, daß es eine spezifisch dikotyle Nervatur nicht giebt, vielmehr auch hier die Verteilung der Leitbündel im Blatte sich nach den Wachstumsverhältnissen richtet. Sie ist bei den Blättern von Acer platanoïdes (Fig. 340) der handförmige (palmate) Verlauf der Blattnerven darauf zurückzuführen, daß das Blatt in „basipetaler" Richtung sich entwickelt, wobei die einzelnen Blattlappen nicht auseinander geschoben werden, vielmehr das Blatt in allen seinen Teilen ziemlich gleichmäßig sich ausdehnt. Der Mittelnerv entsteht zuerst, dann die Nerven für die beiden oberen Blattlappen u. s. w., schließlich strahlen die Hauptnerven scheinbar von einem Punkte aus (betreffs der Einzelheiten vgl. DEINEGA a. a. O.).

Damit sei die Entwicklung eines ungegliederten Blattes, desjenigen von Caltha palustris verglichen. Die Hauptnerven strahlen auch hier von der Basis der Blattlamina aus (Fig. 350), am Blattrand befinden sich nur unbedeutende Einkerbungen. Diese entstehen verhältnismäßig viel später als die Lappen der Acerblätter. Der Nervenverlauf hängt damit zusammen, daß die Lamina, welche sich von dem dicken Blattstiel schon frühzeitig abhebt, sich ohne Bevorzugung einer bestimmten Wachs-

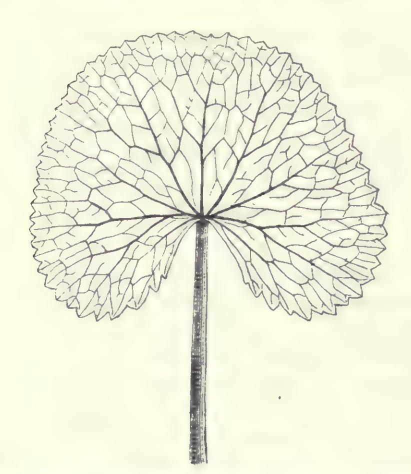


Fig. 350. Caltha palustris Blatt (1/2 natürliche Größe).

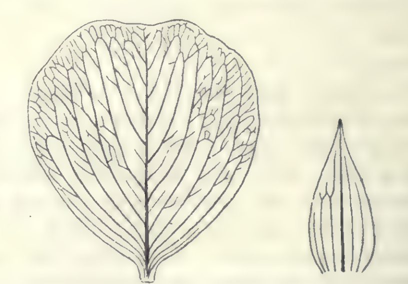


Fig. 351. Jussiaea salicifolia, links Kronen-, rechts Kelchblatt, 1 1/2 mal vergrößert.

[1]) Lehrreich ist das Verhalten von Canna indica. Die großen Laubblätter haben einen „Mittelnerv", die reduzierten, kleinen Spreiten der unteren Hochblätter (die oberen haben keine Spreite mehr) zeigen normal monokotyle Nervatur, wie sie bei den Laubblättern nur an der Spitze sich findet. Übrigens ist die Ausbildung der Spreite bei den genannten Hochblättern eine sehr schwankende, man findet solche, die etwa der Fig. 348 *B* für Funkia entsprechen, andere, die ganz entwickelte Cannablattspreiten haben.

tumsrichtung gleichmäßig in der Fläche entwickelt, wobei sie sich von den Seiten her einrollt. In Fig. 372 ist das Blatt noch ganz embryonal, nur auf der Stelle, die der Basis der Lamina entspricht, fallen Intercellularräume auf. Seine Gestalt aber hat es im wesentlichen schon ganz erreicht. Die Nerven treten verhältnismäßig spät auf und strahlen, dem annähernd gleichmäßigen Flächenwachstum [1]) entsprechend von der Blattbasis aus. Hätte aus derselben Blattanlage ein ungeteiltes Blatt mit „fiedriger“ Nervatur entstehen sollen, so würde sich die Blattanlage zunächst in die Länge gestreckt haben. Die mittlere Partie wäre stark hervorgetreten, die Blattfläche als seitlicher Auswuchs derselben erschienen, demgemäß hätte sich ein Mittelnerv ausgebildet, von dem die Seitennerven ausgehen. Selbstverständlich giebt es auch hier zwischen den Wachstumsformen und demgemäß der Nervenverteilung alle Übergänge. Bei dem mit Caltha der Hauptsache nach übereinstimmenden Blatte von Asarum europaeum z. B. ist die Streckung eine ungleichmäßige, mehr basipetal vor sich gehende, und der mittlere Nerv tritt stärker hervor. Lehrreich sind auch die Verhältnisse bei den Blattgebilden der Blüte. Fig. 351 zeigt von Jussiaea salicifolia links ein Blumenblatt, rechts ein Kelchblatt. Letzteres zeigt monokotyle Nervatur. Es wurde von vornherein mit breiter Basis angelegt und streckte sich dann unter gleichmäßigem Flächenwachstum in die Länge. Das Blumenblatt entstand als viel schmalerer Höcker, der sich dann in der durch den Verlauf der Nerven angedeuteten Richtung verbreiterte.

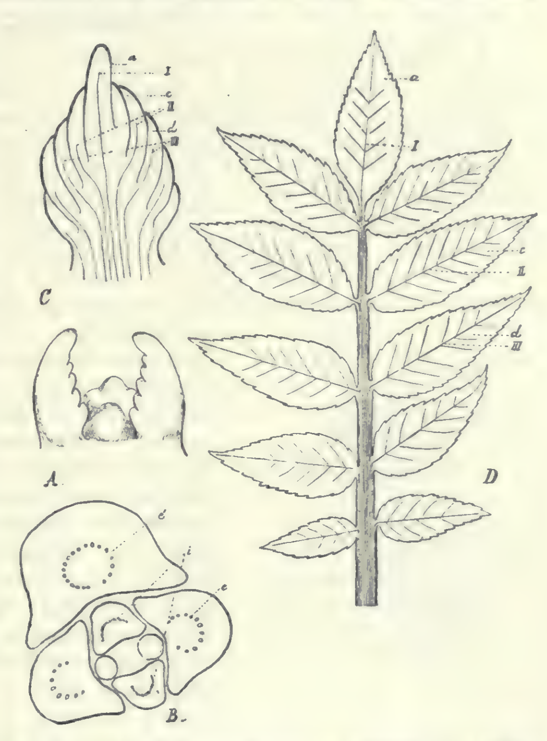


Fig. 352. Fraxinus excelsior (nach Deinega). *A* Sproßspitze von außen: an den beiden rechts und links stehenden Blättern sind die Anlagen der Fiederblätter aufgetreten. *B* Querschnitt durch eine Knospe. *C* Junges Blatt mit seinen Leitbündeln. *D* (schematisch) Leitbündelverlauf im ausgewachsenen Blatte.

Als Beispiel für ein gefiedertes Blatt sei Fraxinus genannt (Fig. 352), die Fiedern werden in „akropetaler“ Reihenfolge angelegt, es tritt in die mit breiter Basis aufsitzende Blattanlage eine größere Anzahl von Leitbündeln ein (Fig. 352 *C*), die dem Wachstum der Fiedern entsprechend strahlig auseinander biegen. Später

---

[1]) Der Rand bleibt länger „meristisch“ und bringt dann die Randzähne hervor und die Spitze des Blattes scheint in der Streckung u. s. w. der Basis etwas vorauszueilen, indes soll auf diese Verhältnisse nicht eingegangen werden. Erwähnt sei, daß der Mittelnerv etwas stärker als die anderen entwickelt ist und auch der Anlage nach ihnen etwas vorauseilt. Eine „monokotyle“ Nervatur tritt hier nicht ein wegen den frühzeitig eintretenden Anlegung eines massigen cylindrischen Blattstiels (vgl. Fig. 372 links).

rücken die Fiedern auseinander, es bildet sich zwischen jedem Fiederpaar ein Teil des Oberblattes zur stielartigen Blattspindel (Rhachis) aus und die ursprüngliche Anordnung der Bündel wird verwischt. Der Blattstiel erfährt auch hier ein Dickenwachstum und zeigt die Leitbündel annähernd in einen Kreis angeordnet.

Auch bei Dikotylen giebt es aber Fälle, wo der Blattstiel von der Spreite nur durch seine Schmalheit verschieden ist, er entsteht dann verhältnismäßig spät und zeigt die Gefäßbündel in einfacher Reihe angeordnet, so z. B. bei Plantago media, dessen Blattspreite die Hauptnerven ganz nach dem „monokotylen“ Typus angeordnet zeigt.

§ 5. Beziehungen zwischen Blattgestaltung und Lebensverhältnissen, Heterophyllie.

Auf die Beziehungen zwischen Blattgestaltung und Lebensverhältnissen wurde oben schon mehrfach hingewiesen. Eine eingehendere Behandlung dieses Themas ist ohne eingehende Besprechung der anatomischen Verhältnisse — welche hier außer Betracht bleiben müssen — kaum möglich. Auch kennen wir in vielen Fällen die Bedeutung der Blattgestaltung noch nicht, und ich glaube auch nicht, daß die Blattgestalt überall als eine direkte Anpassung aufzufassen ist. Zwar ist bei xerophilen Pflanzen die so oft zu beobachtende Reduktion der Blattfläche, das Auftreten von Rollblättern in den verschiedensten Familien deutlich genug in Beziehung zu den äußeren Verhältnissen und die bei untergetaucht lebenden Wasserpflanzen verschiedener Verwandtschaftskreise sich findende Zerteilung der Blattfläche (sei es durch Verzweigung, wie in den meisten Fällen, sei es durch Löcherbildung wie bei Ouvirandra[1])), hat offenbar eine ähnliche Bedeutung wie die beträchtliche Oberflächenentwicklung der Kiemen vieler Wassertiere; die langausgezogene Spitze der Blätter mancher in regenreichen Gegenden lebender Pflanzen dient als „Träufelspitze“ (JUNGNER, STAHL), die eine raschere Trockenlegung der Blattfläche gestattet, aber andererseits sehen wir vielfach durch „Variation“ Blattformen auftreten, die mit den Lebensverhältnissen nur in sehr indirekter Beziehung stehen[2]) (vergl. p. 159) und jedenfalls nicht als direkte Anpassungen aufgefaßt werden können. So bei den schlitzblätterigen „Varietäten“ von Buchen und anderen Pflanzen, bei den merkwürdigen Blattformen, die bei Farnen als Abweichung von der Regel auftreten (Gabelungen und andere „Monstrositäten“ [Fig. 353]). Unter diesen Umständen dürfte es zweckmäßiger sein, wenn zunächst einige wenige Beispiele herausgegriffen werden, die sich auf Pflanzen beziehen, bei denen die Gestaltung der Laubblätter in verschiedenen Entwicklungsperioden eine auffallend verschiedene ist.



Fig. 353. Polypodium vulgare: Blatt das teilweise zu reicheren als der gewöhnlichen Teilung (Fiederung) übergegangen ist.

---

[1]) Vergl. S. II, p. 320.

[2]) Ich habe früher (S. II) die Podostemeen als Beispiel dafür angeführt, daß unter gleichen äußeren Bedingungen die Gestaltungsverhältnisse trotzdem sehr mannigfaltige sein können; vergl. auch die Einleitung zu S. I und „Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen“ (Akademie-Rede), München 1898.

1) Pteridophyten. Wo die Blattgestaltung eine so einfache ist wie bei den Lycopodinen und Equisetinen[1]), wird von vornherein eine Arbeitsteilung zwischen den Blättern nicht oder nur in unerheblichem Maße zu erwarten sein. Betreffs Lycopodium sei auf die Unterschiede in der Blattgestaltung bei dorsiventralen Sprossen, die früher (p. 88, 217) erläutert wurden, hingewiesen, Einzelfälle, wie die Hakenbildung an den Blättern der Hauptsprosse von Lycopodium volubile, mögen bei Besprechung des Blattes als Kletterorgan erwähnt werden. Durch eine ungemein reiche Blattgestaltung zeichnen sich bekanntlich die Farne aus. Die reiche Zerteilung der Blattspreite macht sie widerstandsfähiger gegen die Einwirkung von Wind und Regen, der bei unzerteilter Blattspreite durch stärkeren Bau begegnet werden muß. Lehrreich ist z. B. das Verhalten der Hymenophylleen. Eine der wenigen Formen mit größeren, ungeteilten Blättern ist das mit nierenförmigen Blättern versehene Trichomanes reniforme, welches an der regenreichen Westküste Neuseelands die Baumstämme überzieht[2]). Hier ist die Blattspreite mehrschichtig, bei den anderen Hymenophylleen fast ausnahmslos einschichtig. Zu einem ähnlichen Resultat dürfte die Vergleichung des Baues des Blattes von Adiantum reniforme mit den Adiantum-Arten führen, die sich durch reich geteilte Blätter mit zarten Teilblättchen auszeichnen. Schon diese Beispiele zeigen, daß die äußere Gestalt und der anatomische Bau auf das innigste zusammenhängen.

Die anatomische Ausbildung kann hier aber nur kurz berührt werden. Die meisten Farnblätter zeigen wesentlich denselben Bau wie die Blätter anderer Landpflanzen, d. h. sie besitzen eine (oft nicht sehr von dem darunter liegenden Gewebe verschiedene) Epidermis mit Spaltöffnungen und ein von Leitbündeln und Intercellularräumen durchzogenes Mesophyll und sie sind diesem Bau entsprechend nicht imstande, Wasser in beträchtlicher Menge von außen aufzunehmen. Bei einer Anzahl von Farnen aber, die an feuchten, schattigen Standorten leben, ist die Blattstruktur in ähnlicher Weise vereinfacht wie bei den Blättern mancher Wasserpflanzen: sie haben keine Spaltöffnungen und (im physiologisch-anatomischen Sinne) keine Epidermis; die Intercellularräume sind verschwunden, die Blattfläche (von den Nerven abgesehen) wird bei manchen einschichtig und die Gewebegliederung sinkt so auf eine Stufe herunter, welche der der Laubmoose gleicht. Für uns ist von Interesse, daß dieser Vorgang in verschiedenen Farngruppen unabhängig vor sich gegangen ist. Einige Beispiele mögen dies erläutern.

Asplenium obtusifolium L.[3]) wächst an schattigen, sehr feuchten Standorten. Die Blätter können Wasser direkt von außen aufnehmen, sie haben keine Spaltöffnungen und keine Intercellularräume. Daß hier den verwandten Arten gegenüber eine Rückbildung vorliegt, kann um so weniger bezweifelt werden, als es sehr nahe verwandte, zu derselben „Species“

---

[1]) Bei diesen kommen die Blätter wesentlich nur als Schutz- (bei den unterirdischen Sprossen auch als Bohr-) Organ für die Sproßspitzen in Betracht. Daß die scheidenförmig „verwachsenen“ Blätter an den fertilen Sprossen viel stärker entwickelt sind als an den sterilen, hängt, wie ich früher (Ber. der D. bot. Gesellsch., Bd. IV, p. 184) hervorhob, damit zusammen, daß die jungen Blüten (Sporophyllstände) viel massiger sind als die vegetativen Knospen.

[2]) Ich fand die Blätter nach regenlosen Tagen ganz zusammengerollt, wenn die Trockenheit nicht zu lange dauert, breiten sie sich bei Befeuchtung wieder aus und leben weiter.

[3]) Vergl. GIESENHAGEN, Über hygrophile Farne, 76. Bd., 1892, p. 157.

gezogene Formen giebt, die noch Spaltöffnungen und Intercellularräume haben.

Unter den Osmundaceen sind schon seit lange einige Arten der Gattung Todea (T. pellucida, superba und Verwandte, welche die teilweise als besondere Gattung betrachtete Sektion Leptopteris bilden) durch ihre dünnen, durchscheinenden Blätter bekannt, sie leben gleichfalls an schattigen feuchten Standorten, T. superba ist aber, wie ich mich in Neuseeland überzeugte, gegen nicht zu lange dauernde Trockenheit weniger empfindlich, als man annehmen sollte.

Unter den Acrosticheen sind durch Karsten [1]) merkwürdige Beispiele analoger Anpassung bekannt geworden. So bei Teratophyllum aculeatum var. inermis Mett. Dieser auf Baumstämmen kletternde Farn besitzt zweierlei Blätter: solche, die dem Baumstamme anliegen und solche, die von ihm abstehen. Letztere sind die eigentlichen Assimilationsorgane vom gewöhnlichen Baue der Farnblätter, erstere haben einen abweichenden anatomischen Bau, der durch ihre an Hymenophylleenblätter erinnernde durchscheinende Färbung sich geltend macht (es sind aber auf der Unterseite noch Spaltöffnungen vorhanden); sie sind offenbar benetzbar, dienen zum Festhalten von Wasser und nehmen wahrscheinlich auch selbst Wasser auf, die Beobachtung der Blattgestaltung bei Keimpflanzen wäre hier besonders interessant.

Ebendahin gehören meiner Ansicht nach die merkwürdigen Bildungen auf den Blattstielen von Hemitelia capensis, die man teilweise sogar für Hymenophyllen gehalten [2]) und mit dem sinnlosen Namen Adventivfiedern bezeichnet hat: Meiner Ansicht nach, welche auf dem Aussehen und dem anatomischen Bau der Fiedern begründet ist (lebendes Material lag mir leider nicht vor), handelt es sich um eine Ausbildung der basalen Blattfiedern zur Wasseraufnahme. Die Pflanze wächst in feuchten Schluchten in der Nähe von Wasserfällen etc. Dieser Standort hat wie bei den Hymenophyllen, bei dem Lebermoos Dumortiera (p. 298) eine Veränderung zur Folge gehabt, welche hier sich aber nur auf einen Teil des Blattes erstreckt. Die basalen Fiedern sind fein zerteilt, die Spreite ist viel weniger entwickelt als bei den „normalen" Blattfiedern, meist nur einseitig am Nerven. Sie ist dünn, wahrscheinlich benetzbar und gleicht in ihrer Struktur der der oben erwähnten Teratophyllumblätter insofern, als zwar auch hier auf einer Seite des Blattes noch Spaltöffnungen vorhanden, die Intercellularräume aber sehr klein sind. Bei den Hymenophylleen ist die oben angeführte Anpassung eine ganz allgemeine geworden, wir kennen keine Hymenophyllee, die mit Spaltöffnungen versehen wäre. Bei einer Anzahl von Hymenophylleen (z. B. Trich. brachypus, deren Blätter den Baumrinden anliegend den Eindruck eines riesigen, reich verzweigten thallosen Lebermooses machen), Tr. Hildebrandti u. a., sind die Blätter mit Haarwurzeln („Rhizoïden") am Substrate befestigt, also offenbar hauptsächlich auf das an der Baumrinde herunterrieselnde Wasser angewiesen.

---

[1]) G. Karsten, Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. XII, p. 117. — Auf die systematische Zugehörigkeit dieses Farn (seine mir sehr zweifelhafte Vereinigung mit Acrostichum [Lomariopsis] sorbifolium, die Christ (Die Farnkräuter der Erde, p. 39) vorgenommen hat) ist hier nicht näher einzugehen. Betonen möchte ich nur, daß der von Christ für die wasseraufnehmenden Blätter gebrauchte Ausdruck „Adventivblätter" unmöglich ist, da es Adventivblätter nicht giebt.

[2]) Im Münchener Herbar lagen Fiedern unter dem Namen Trichomanes incisum Th., ein anderes Exemplar war als „palearum Hemiteliae ripariae R. Br. metamorphosis" bezeichnet, was natürlich ebenso irrig ist.

Betreffs anderer Einrichtungen zum Festhalten von Wasser (ganz analog denen für einige thallose Lebermoose früher beschriebenen) sei auf GIESENHAGEN's Darstellung verwiesen. Dem Wasserleben angepaßte Blätter besitzt auch Salvinia. Wie in jedem Lehrbuche erörtert wird, hat diese Gattung zweierlei Blätter: Schwimmblätter und Wasserblätter, erstere einfach, letztere scheinbar [1]) büschelförmig verzweigt, in das Wasser hinunterhängend und spaltöffnungslos. Betreffs der ersteren sei eine eigentümlich abweichende Ausbildungsform erwähnt. Während die Schwimmblätter von S. natans im entfalteten Zustand flach sind, haben die von Salvinia auriculata eine eigentümlich kahnförmige Gestalt (Fig. 354). Diese Einfaltung nach oben wird die Pflanze einmal vor zu starker Beleuchtung schützen, namentlich aber bietet sie der Blattfläche auch Schutz gegen Benetzung. Sie trägt nämlich sehr zahlreiche gestielte, oben büschelförmig verzweigte Haare, welche keinen Wassertropfen auf die Blattfläche gelangen lassen, und selbst wenn das Blatt untergetaucht wird, Luft zwischen sich so festhalten, daß eine Berührung der Blattspreite mit Wasser nicht eintreten kann. Andere Schwimmblätter sind durch die Beschaffenheit ihrer (nicht mit Haaren versehenen) Oberfläche unbenetzbar.

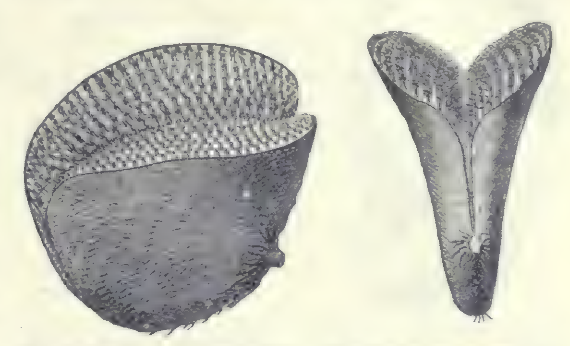


Fig. 354. Salvinia auriculata. Blatt links schief von oben gesehen, rechts von der Einfügungsstelle aus. 3mal vergr.

Bei Azolla handelt es sich zwar nicht um eine verschiedenartige Ausbildung von Blättern, die an einer Sproßachse stehen, aber was biologisch auf dasselbe hinauskommt, um die verschiedene Ausbildung von Teilen eines und desselben Blattes. Die merkwürdige Blattbildung dieser schwimmenden Hydropteridee sind, soweit mir bekannt ist, bis jetzt nur rein „morphologisch“ beschrieben [2]), nicht aber auf ihre biologische Bedeutung geprüft worden. Jedes Blatt besteht aus zwei Lappen: einem oberen und einem unteren, die sich nach Bau und Funktion sehr verschieden verhalten. Der nach oben gerichtete Blattlappen dient als Assimilationsorgan. Seine morphologische Unterseite ist nach oben gerichtet und hat eine dementsprechende Gewebeausbildung. Hier finden sich palissadenähnlich gestreckte Zellen und zahlreiche Papillen, welche jedenfalls mit zur Unbenetzbarkeit dieser Blattseite beitragen. Auf der (nach unten liegenden) morphologischen Oberseite der Oberlappen finden sich die eigentümlichen, von einer Nostocacee bewohnten schleimabsondernden [3]) Höhlen, die gewöhnlich allein vom Azollablatte besprochen werden.

Ganz anders ist der Unterlappen gebaut: er besteht großentheils nur aus einer Zellschicht, nur eine mittlere (aber etwas nach oben hin gelegene,

---

[1]) Vergl. über die Entwicklungsgeschichte GLÜCK, Flora, 80. Bd., p. 368.

[2]) Vergl. vor allem STRASBURGER, Über Azolla. Jena, 1873.

[3]) Daß es sich um schleimabsondernde Organe handelt, habe ich vor Jahren hervorgehoben; die Bedeutung der Symbiose mit Anabaena wird sich erst erkennen lassen, wenn die Stoffwechselerscheinungen bei den Cyanophyceen genauer bekannt sind.

Partie ist mehrschichtig. Hier findet sich auch etwas chlorophyllhaltiges Gewebe und (auf der Oberseite) Spaltöffnungen, es ist zugleich die Stelle, welche, wie der Querschnitt zeigt, von den Oberlappen am wenigsten gedeckt ist, also noch am meisten Licht erhält. Es frägt sich nun, was diese sonderbare Blattbildung zu bedeuten hat.

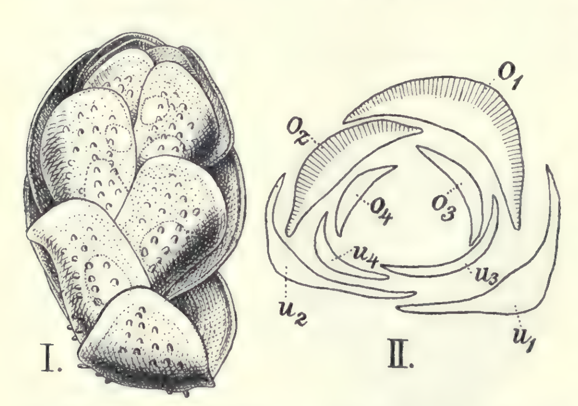


Fig. 355. Azolla filiculoïdes. *I* Habitusbild eines Sprosses von oben (vergr.). *II* Querschnitt durch eine Knospe, drei Blattpaare gezeichnet o_1, u_1 u. s. w. Ober- und Unterlappen der betreffenden Blätter. An den zwei obersten Blättern ist die Lage des Palissadenparenchyms durch Schraffierung angedeutet; in *I* sieht man (punktiert) die von Anabaena bewohnten Blatthöhlungen durchschimmern.

Zunächst ist klar, daß die jugendlichen Teile durch diese Einfaltung, Lappenbildung und Deckung vortrefflich geschützt sind. Sodann zeigte der Versuch, daß der untere Blattlappen auf seiner Außenseite benetzbar ist und Wasser aufnimmt[1]). Läßt man wurzellose Stücke auf einer schwachen Methyllenblaulösung schwimmen, so zeigt sich bald der Zellinhalt teilweise blau gefärbt. Die Wasseraufnahme erfolgt hier also nicht allein durch die Wurzeln, sondern auch durch die Blattunterlappen, die somit eine doppelte Funktion (neben der mir wenig ins Gesicht fallenden Assimilationsthätigkeit) haben: Schutz der Knospe und Wasseraufnahme. Der chlorophyllreiche Oberlappen ist, wie erwähnt, vor allem Assimilationsorgan. Dadurch, daß er nirgends mit dem Wasser in Berührung tritt, ist es ihm möglich, auf beiden Seiten Spaltöffnungen auszubilden, während sonst Schwimmblätter nur auf der Oberseite solche zu haben pfiegen, seine schief aufgerichtete Stellung wird ihn (ähnlich, wie dies bei Salvinia auriculata der Fall ist), gegen allzu starke Insolation schützen. Aus dem Gesagten ergiebt sich ferner, daß die Azollablätter durch ihre eigentümliche Gestalt und Lage viele lufthaltige Räume zwischen ihren Lappen führen, die nicht nur für den Gasaustausch, sondern auch für die Schwimmfähigkeit der Pflanzen in Betracht kommen. Azolla ist also lehrreich dadurch, daß sie zeigt, wie die Blattausbildung durch die Lage beeinflußt wird (Palissadenparenchym auf der Blattunterseite, verschiedene Ausbildung von Oberlappen und Unterlappen) und wie die Blattgestaltung mit der Lebensweise in Verbindung steht.

Eine sehr merkwürdige Heterophyllie findet sich auch bei manchen epiphytischen Farnen[2]), bei denen man sie früher mit der Verschiedenheit in der Gestaltung steriler und fertiler Blätter verwechselte, wie sie bei

---

[1]) Dies ist, wie experimentelle, mit meinem früheren Assistenten Herrn Dr. KAMERLING vor einigen Jahren ausgeführte Untersuchungen zeigten, auch bei einer Landpflanze, Pinguicula, der Fall, worüber ev. an anderem Orte berichtet werden soll.

[2]) Vergl. GOEBEL, Epiphytische Farne und Muscineen in Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. VII und Pflanzenbiol. Schilderungen I sowie die daselbst gegebenen Abbildungen.

manchen Farnen auftritt. Bei Polypodium quercifolium, propinquum und anderen Arten aus der Sektion Drynaria finden sich einerseits gestielte, gefiederte Laubblätter, die als Assimilationsorgane dienen und auch die Sporangien hervorbringen, andererseits ungestielte, mit breiter, herzförmiger Basis aufsitzende „Nischenblätter“, die ihr Chlorophyll bald verlieren und mit derber Berippung versehen, zum Sammeln von Humus dienen, welchen der Farn nun als „Boden“ benützt. Beide Blattformen werden in regelmäßiger Abwechslung (nicht durcheinander gebildet) wenigstens bei den kultivierten Exemplaren, die ich mehrere Jahre beobachtete. Sowohl die a. a. O. beschriebene Blattbildung der Keimpflanzen, als der Vergleich mit verwandten Formen (z. B. P. Heracleum) machen es wahrscheinlich, daß auch die mit Nischenblättern versehenen Polypodium-Arten hervorgingen aus solchen, welche zuerst gestielte Blätter, die alle nur Assimilationsorgane waren, besassen, daß dann eine Verkürzung des Stieles und eine Verbreiterung der Basis der Lamina eintrat, so daß sie also einerlei Blätter — Laubblätter mit breiter Basis (zugleich der Assimilation und dem Humussammeln dienend) — erhielten, zwischen denen nun eine Arbeitsteilung eintrat, indem die einen die Funktion der Assimilation so gut wie ganz verloren, die anderen nur als Assimilationsorgane sich ausbildeten. Ähnliche Verschiedenheiten, welche ich a. a. O. näher geschildert habe, finden sich bei der Gattung Platycerium. Auch dieser Farn hat zweierlei Blätter: die einen sind ganz dem Substrat angeschmiegt („Mantelblätter“) oder mit ihrem hinteren Teile aufgerichtet und zugleich als Nischenblätter thätig, die anderen sind gewöhnliche Laubblätter. Die Mantelblätter bilden dicht über einander gelagert und rasch absterbend Humus, der von den Wurzeln durchzogen wird. Die aufgerichteten Teile sammeln Humus, ähnlich wie die Nischenblätter der erwähnten Polypodium-Arten. Die Beziehungen zwischen Größe und Organisation tritt bei diesen Farnen deutlich hervor, nur durch die Ausbildung dieser besonderen Anpassungen sind sie imstande, die oft riesige Größe zu erreichen, welche Arten wie Pl. grande und biforme zu den bizarrsten Gestalten des Pflanzenreiches machen.

Obwohl die Bildung von Niederblättern in einem besonderen Abschnitt behandelt werden wird, seien sie für die Pteridophyten doch hier schon erwähnt.

Niederblätter sind nur bei verhältnismäßig wenigen Farnen bekannt, nämlich bei Onoclea Struthiopteris und einigen Osmunda-Arten (O. regalis, cinamomea) sowie die als Speicherorgan dienenden Niederblätter der zwiebelförmigen, blattbärtigen „Adventivsprosse“ von Cystopteris bulbifera [1]). Sie entstehen dadurch, daß die Blattspreite auf einem verhältnismäßig späten (mit bloßem Auge deutlich sichtbaren) Entwicklungsstadium verkümmert, während der Blattgrund dem Knospenschutze dient. Bei O. Struthiopteris finden sich übrigens auch Übergänge von den Laubblättern zu den Niederblättern: solche mit reducirtem Spreitenteil. Bezeichnend für die früher herrschend gewesene und noch jetzt stark nachwirkende idealistische Morphologie ist eine Äußerung von Stenzel [2]) über die Niederblätter von O. Struthiopteris: „Ihre Spitze trug eine, wenn auch noch so verkümmerte eingerollte Blattfläche . . . so daß ich . . . sie nicht als Niederblätter ansehen kann“ . . .; bezeichnend ist diese Äußerung deshalb, weil sie zeigt, wie die schon

---

[1]) Auch bei den ersten Blättern der an den fleischigen „Nebenblättchen“ von Marattiaceen entstandenen Adventivsprosse verkümmert die Spreite gewöhnlich.

[2]) Untersuchungen über Bau und Wachstum der Farne III (Nova acta Acad. Leop. Carol. 1860).

auf p. 4 hervorgehobenen genetischen Beziehungen der Laubblätter zu den Niederblättern von der idealistischen Morphologie verkannt wurden. Ganz charakteristische Niederblätter finden sich bei den Land-Isoëten, deren Stamm in der Ruhezeit von einem Panzer harter, dunkelgefärbter Schuppen bedeckt ist. Diese sind die Basalteile von Blättern, deren verkümmerte Lamina nur noch als kleine Spitze sichtbar ist.

2) Samenpflanzen. Wir lassen die besonders zu besprechenden Kotyledonen, Hochblätter und Niederblätter außer Betracht, obwohl wir sehen werden, daß zwischen diesen und den Laubblättern keine scharfe Grenze zu ziehen ist, und ebenso die früher behandelten Primärblätter und führen hier nur einige wenige Beispiele an, die zeigen sollen, inwieweit das Auftreten verschiedener Laubblattformen an einer und derselben Pflanze biologisch verständlich ist.

a) Landpflanzen.

1) Campanula rotundifolia und andere Campanulaceen. Von der genannten Art wurde früher (p. 208) angeführt, daß sie zweierlei, durch Übergangsformen miteinander verbundene Blattformen besitzt: im basalen Teil der Pflanze finden sich gestielte, mit rundlich-nierenförmiger Spreite versehene Blätter, die Rundblätter, weiter oben die mit viel längerer, schmaler Blattspreite versehenen ungestielten (oder kurz gestielten) Langblätter. Der Mangel des Stieles ist insofern leicht verständlich, als diese Blätter an einer gestreckten Sproßachse stehen, die sie über die benachbarten Teile hinaushebt. Die Verschmälerung der Blattspreite macht sie in ihrer mehr exponierten Lage gegen mechanische Schädigungen widerstandsfähiger. Es wurde a. a. O. gezeigt, daß die Rundblätter auf geringere Lichtintensität „gestimmt" sind als die Langblätter, und dies macht auch verständlich, warum solche Campanula-Arten, die an sonst schattigen Standorten wachsen (im Gebüsch, an Waldrändern etc.) im oberen Sproßteil keine Langblätter haben, sondern solche, die sich von den unteren nur durch Stiellosigkeit und geringere Größe unterscheiden. So Camp. latifolia, C. Trachelium u. a. An solchen Standorten sind die Blätter ja auch gegen Wind und Regen mehr geschützt als die an freieren Standorten wachsenden. Andererseits finden wir die an sonnigen Felsen wachsenden Edrajanthus-Arten (z. B. E. Pumilio) nur (auch im basalen Teil der Pflanze) mit Blättern versehen, welche der Langblattform von C. rotundifolia entsprechen.

2) Scabiosa Columbaria und Verwandte. Eine ähnliche Beziehung scheint mir bei manchen Dipsaceen zu herrschen. Scab. Columbaria zeigt eine auffallende Verschiedenheit der unteren und der oberen Blätter (Fig. 356). Die unteren sind gestielt und mit einfacher, am Rande gekerbter Blattspreite versehen. Nach oben hin verschwindet der Stiel, das Blatt wird zunächst an seiner Basis, dann auch nach oben hin fiederschnittig, und bei den oberen Blättern entwickeln sich auch an den einzelnen Fiedern Auszweigungen. Die Pflanze wächst an sonnigen Standorten, die basalen Blätter werden als „Kampfblätter" gegen die Umgebung (die sie durch Lichtentziehung unterdrücken, etwa die dem Boden angedrückten Blätter von Plantago media) zweckmäßiger sein als geteilte, die ihrerseits gegen Wind und Regen[1]) durch die Zerteilung besser geschützt sind. Aber abgesehen von diesen teleologischen Erwägungen scheint es, daß die ungeteilten Blätter auf geringere Lichtintensität „gestimmt" sind (wie die Rundblätter von C. rotundifolia) als die geteilten. Wenigstens finde ich, daß die Pflanze an schattigeren

[1]) Vgl. STAHL, a. a. O.

Standorten mehr ungeteilte Blätter hervorbringt als an sonnigen, und bei Knautia silvatica, die an schattigeren Standorten wächst, sind an meinem Wohnort alle Blätter ungeteilt. Von Knautia arvensis, deren obere Blätter fiederspaltig sind, giebt es eine „Varietät“ integrifolia, deren Blätter nicht fiederspaltig sind — ich möchte vermuten, daß es sich um eine an schattigeren Plätzen vorkommende Standortsform handelt. Freilich sind für diese Fragen erst Kulturversuche erforderlich. Daß aber bei Pflanzen, die zuerst ungeteilte, später mehr oder minder geteilte Blätter hervorbringen, die Ausbildung der letzteren durch äußere Verhältnisse verhindert werden kann, scheint auch aus dem Verhalten mancher arktischer Pflanzen hervorzugehen, von denen PANSCH[1]) angiebt „einige Pflanzen, welche in der gemäßigten Zone meist tief geteilte oder eingeschnittene Blätter besitzen, wie Saxifraga caespitosa L. und Taraxacum, bringen im hohen Norden meistens ganz einfache Blattformen hervor“. Nur geht aus solchen Angaben nicht hervor, inwieweit es sich um eine direkte Einwirkung äußerer Faktoren handelt. Daß bei Taraxacum die Gliederung des Blattes eine reichere wird bei gut ernährten Exemplaren, kann man übrigens durch Vergleich der Hungerformen unserer Moorwiesen (T. palustre DC) mit üppig ernährten Exemplaren leicht feststellen, und ebenso ist bekannt, daß bei Symphoricarpus racemosus an üppigen Schossen (Wassertrieben) gegliederte Blätter auftreten, während sie sonst ungegliedert sind, ein direkter Zusammenhang der Gliederung des Blattes mit den äußeren Lebensverhältnissen ist nicht ersichtlich.

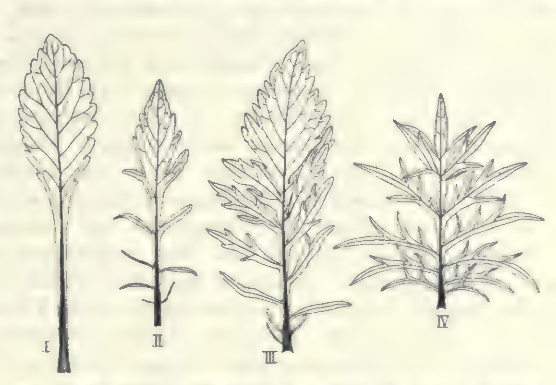


Fig. 356. Scabiosa Columbaria. Blätter aus verschiedenen Regionen der Sproßachse. $^1/_3$ nat. Größe.

b) Wasser- und Sumpfpflanzen. Eine Verschiedenheit in der Blattbildung finden wir hier namentlich bei solchen Pflanzen, bei denen die Vegetationsorgane teils unter, teils über dem Wasserspiegel sich befinden. Wir sehen hier ab von den Unterschieden im anatomischen Bau und betrachten lediglich die Verschiedenheit der Form[2]). Es sind namentlich zwei Gruppen von Erscheinungen, die hier zu nennen sind. Bei monokotylen Wasser- und Sumpfpflanzen finden wir die untergetauchten Blätter wesentlich einfacher gestaltet als die über den Wasserspiegel tretenden. Erstere haben vielfach die „Bandform“, letztere eine Gliederung in Spreite, Stiel und Scheide. Daß die letztere Gestalt für Blätter, die über den Wasserspiegel emporgehoben werden oder auf ihm schwimmen sollen, die geeignetere ist, bedarf keiner Begründung, ebenso ist klar, daß die im Wasser untergetaucht lebenden Blätter der Gliederung in Stiel und Spreite nicht bedürfen. Im übrigen sei auf das p. 142 Gesagte und (auch betreffs der Gestaltung der Schwimmblätter) auf die Ausführungen in S. II verwiesen.

---

[1]) PANSCH, Klima und Pflanzenleben Ostgrönlands, zweite deutsche Nordpolarfahrt, Botanik, p. 18. Vgl. übrigens auch das p. 223 über Nanismus Gesagte.
[2]) Ausführlich erörtert in S. II.

Eine zweite Art von Heterophyllie findet sich (in ähnlicher Weise wie bei der oben erwähnten Gattung Salvinia) bei einer Anzahl Dikotylen, welche über den Wasserspiegel tretende und untergetaucht bleibende Blätter besitzen. Erstere finden wir dann entweder ganzrandig (Schwimmblätter von Cabomba) oder doch mit einer nur am Rande gegliederten, sonst aber in der gewöhnlichen Weise entwickelten Blattfläche (Ranunculus aquatilis, Bidens Beckii, Limnophila heterophylla, bei beiden zuletztgenannten Pflanzen sind keine Schwimmblätter vorhanden). Die untergetauchten Blätter dagegen sind in zahlreiche Zipfel zerteilt, so daß sie mit verhältnismäßig sehr großer Oberfläche das Wasser, aus welchem sie Stoffe aufzunehmen haben, berühren. Der biologische Nutzen der Blattverschiedenheit ist also klar. Dagegen liegt, wie früher (p. 224) hervorgehoben wurde, nur in sehr wenigen Fällen ein direkt nachweisbarer Einfluß des Wasserlebens auf die Blattform vor. Einen solchen hatte ich zu finden erwartet bei der oben (p. 528) erwähnten Sumpfpflanze Limnophila heterophylla; schon deshalb, weil man hier leicht alle Übergänge von den zerschlitzten, scheinbar wirtelständigen Wasserblättern zu den ungeteilten Blättern, die an dem über den Wasserspiegel tretenden Sproßteil stehen, beobachten kann. Die Beobachtungen, welche ich seither an lebenden Pflanzen [1]) zu machen Gelegenheit hatte, zeigen indes, daß eine direkte Beeinflussung der Blattgestalt nicht vorliegt. Die Keimpflanzen bringen zerteilte Blätter hervor, mögen sie im Wasser oder auf dem Lande keimen, wenn sie auch im Wasser gestreckter sind und einen anderen anatomischen Bau aufweisen und Stecklinge, welche von dem oberen Teil der Pflanze (dem nur mit ungegliederten Blättern versehenen) gemacht wurden, gaben, als Landpflanzen kultiviert, nicht nur Seitensprosse mit zerteilten Blättern, sondern wuchsen teilweise auch an der Spitze in dieser Gestalt weiter. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Cabomba, wo die Wasserblätter zerteilt sind, die einfachen schildförmigen Schwimmblätter aber nur zur Blütezeit erscheinen; so nahe die Annahme liegt, daß die Gestalt der Wasserblätter durch eine direkte Anpassung entstand, so wenig läßt sich doch verkennen, daß dies jetzt nicht mehr nachweisbar ist.

Bei einer dem Wasserleben wenig angepaßten Ranunculus-Art, R. multifidus vermochte ich dagegen früher (S. II, p. 313) nachzuweisen, daß beim Wachsen im Wasser eine reichere Auszweigung der Blattspreite eintritt (Fig. 128 und p. 225) und es ist sehr wahrscheinlich, daß eine ähnliche direkte Beeinflussung auch bei anderen derartigen Blättern ursprünglich stattfand, wenn sie auch jetzt nicht mehr nachweisbar ist.

c) Den umgekehrten Fall: daß die Gliederung der Laubblätter im Verlaufe der Entwicklung eine einfachere wird als am Anfang, treffen wir namentlich bei Pflanzen mit xerophilen Anpassungen. Es kann hier indes auf das bei Besprechung der Jugendstadien Gesagte verwiesen werden (I, p. 143 ff.). Was das Morphologische anbelangt, so sei nur wegen der Analogie mit manchen Niederblättern erwähnt, daß z. B. bei Veronica lycopodioïdes (Fig. 106) die schuppenförmigen Blätter der Hauptsache nach dem Blattgrund der höher gegliederten bei der Keimung und später gelegentlich als Rückschlag auftretenden Blätter entsprechen. Die Lamina ist nur durch eine kurze Spitze noch angedeutet. Hierher gehören auch die

d) Phyllodien bildenden Pflanzen. Hier findet ein Funktionswechsel zwischen den Teilen einer Blattanlage statt; er beschränkt sich

[1]) Ich brachte sie aus Ceylon mit, die Pflanze wächst lehr leicht und üppig in Kultur.

darauf, daß der Blattstiel (in manchen Fällen auch die Blattspindel oder Blattrhachis) als Assimilationsorgan ausgebildet ist, während die Blattspreite mehr oder minder reduziert ist. Man hat den Begriff Phyllodium vielfach in unbestimmter und irriger Weise angewendet und mit diesem Namen auch Blätter bezeichnet, die von denen verwandter Formen dadurch abweichen, daß sie einfach, ungegliedert sind. So die Blätter der monokotylenähnlichen Eryngien, die von Ranunculus Lingua, R. Flammula, die bandförmigen Primärblätter von Sagittaria und die einiger Lathyrus-Arten (vgl. p. 141). Zum Begriff eines Phyllodiums gehört nach dem, was wir oben über die Entwicklungsgeschichte der Blätter kennen gelernt haben, daß eine verkümmernde Spreitenanlage nachweisbar ist, wenngleich die Verkümmerung auf sehr frühem Stadium erfolgen kann. Jene irrig für Phyllodien gehaltenen Bildungen aber haben einen Blattstiel überhaupt nicht angelegt; wir müssen die beiden Fälle, wie früher betont, auseinanderhalten, da sie thatsächlich verschieden sind.

Die Verkümmerung der Blattspreite kann auf verschiedenem Alter derselben erfolgen, und damit ist auch gesagt, daß es Übergänge zwischen Phyllodien und Laubblättern giebt.

Es sei zunächst eine Pflanze angeführt, deren Blattstiele (unter Verringerung der Größe der Blattspreite) als Assimilationsorgane dienen, aber ohne in ihrer äußeren Gestaltung dadurch eine auffallende Veränderung zu erleiden. Rubus australis kommt in verschiedenen Formen vor, die namentlich auch durch die verschieden starke Entwicklung der Blattflächen ausgezeichnet sind; die in Fig. 358 abgebildete hat verzweigte Blätter mit ganz kleinen Spreiten, die langen Stiele der Teilblättchen dienen als Assimilationsorgane. Die Keimpflanze dagegen (Fig. 357) bringt Blätter mit wohlentwickelten Blattspreiten hervor. Man wird bei dieser Brombeer-Art noch kaum von Phyllodien sprechen wollen, weil die Blattstiele nicht die für die meisten Blätter charakteristische abgeflachte Gestalt haben. Indes ist eine solche Grenze kaum zu ziehen, da es ja auch cylindrische Blätter giebt.



Fig. 357. Keimpflanze von Rubus australis var. cissoides (nach A. MANN). Die Blätter haben wohlentwickelte Blattspreiten.

Ähnlich wie Rubus australis verhält sich übrigens die Leguminose Viminaria denudata; auch hier sind die Phyllodien cylindrisch, auch

wenn scheinbar keine Blattspreite mehr vorhanden war, konnte ich sie doch bei entwicklungsgeschichtlicher Untersuchung leicht nachweisen. An Keimpflanzen ist sie ohnedies regelmäßig vorhanden.

Eine schwankende Ausbildung der Blattspreite zeigt — wenigstens bei den in Gewächshäusern kultivierten Pflanzen — eine andere Dikotyle, Oxalis ruscifolia (Fig. 359).

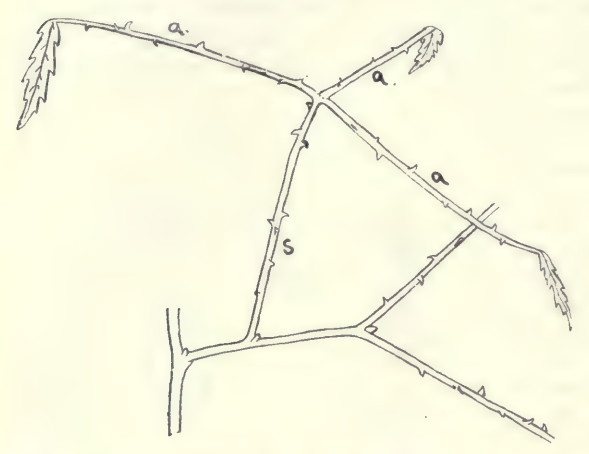


Fig. 358. Rubus australis var. cissoides (nach A. MANN). Stück eines älteren Blattes. Die Spreiten der Blättchen sind reduziert, die Stiele derselben dienen als Assimilationsorgane (und zum Klettern).

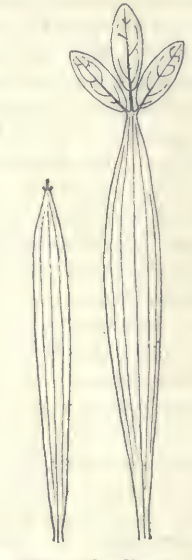


Fig. 359. Oxalis ruscifolia. Zwei Blätter in nat. Gr. Das rechts hat eine wohlentwickelte, dreiteilige Blattspreite, bei dem links sind die drei Teilblättchen derselben frühzeitig verkümmert und abgefallen.

Die Blätter sind ausgezeichnet durch einen spreitenähnlich verbreiterten Blattstiel (Fig. 359), die Blattspreite, aus drei zarten Teilblättchen bestehend, ist bei manchen Blättern vollständig entwickelt, fällt dann aber später ab, bei anderen gelangt sie nicht zur Entfaltung, wir haben dann von vornherein ein typisches Phyllodium mit verkümmerter Spreite vor uns. Der Vorgang würde genau derselbe sein, wenn er noch früher sich abspielte[1]), zu einer Zeit, wo die Anlagen der drei Teilblättchen der Lamina eben als kleine Rudimente sichtbar sind, oder in dem Stadium, wo die Blattspreite noch ganz ungegliedert ist. Wir werden unten bei Besprechung der Blattranken sehen, auf welche Schwierigkeiten der Begriff einer „Umbildung" immer noch bei manchen Autoren stößt, solche Fälle, wie der eben erörterte, sind deshalb hervorzuheben. Ähnlich verhält sich übrigens Parkinsonia aculeata insofern, als die Blattspindel hier verbreitert ist und die an ihr sitzenden Fiederblättchen später abfallen.

Ehe auf weitere Beispiele eingegangen wird, sei hervorgehoben, daß es sich bei der Phyllodienbildung wohl überall um eine Anpassung gegen

[1]) Lehrreich ist auch das Verhalten australischer Cassia-Arten. Cassia eremophila hat einen in vertikaler Richtung verbreiterten Blattstiel, der aber noch Fiederblättchen trägt; diese sind bei C. phyllodina gewöhnlich unentwickelt.

starken Transpirationsverlust handelt. Es ist anzunehmen, daß in derartigen Fällen das Gewebe der Blattspreite nicht imstande war, sich entsprechend den Anforderungen der Umgebung zu ändern, während der Blattstiel, der ja auch im Verlaufe der Entwicklung später entsteht, sich plastischer verhielt. Daß auch hier die äußeren Umstände nur als Reize wirken können, die eine nach den Eigenschaften der einzelnen Pflanzenart verschiedene Reaktion auslösen, braucht nach dem p. 186 angeführten kaum mehr betont zu werden.

Acacia-Arten. Das bekannteste, in den Lehrbüchern stets angeführte Beispiel für Phyllodienbildung liefern eine Anzahl australischer Acacia-Arten. Meist wird angegeben, daß bei den Acaciaphyllodien die Lamina vollständig fehle[1]). Daß dies irrig ist, die Lamina vielmehr der Anlage nach stets nachweisbar ist, habe ich früher gezeigt[2]), und zu demselben Resultate kam bei Untersuchung einer größeren Anzahl von Arten auch A. Mann[3]). Verhältnismäßig groß ist die Lamina (*l* Fig. 360) z. B. bei Acacia calamifolia, und die ganze Entwicklungsgeschichte des Phyllodiums stimmt durchaus mit der normalen Blattentwicklung überein, nur daß die Lamina bald stehen bleibt und verkümmert, der Blattstiel sich zum Phyllodium entwickelt. Zu demselben Resultate führt übrigens auch das Studium der Keimungsgeschichte (Fig. 102, p. 144). Bei einigen Acacia-Arten nimmt, wie die Übergangsformen zeigen, auch die Rhachis Anteil an der Phyllodienbildung, so bei A. floribunda, melanoxylon, uncinata.

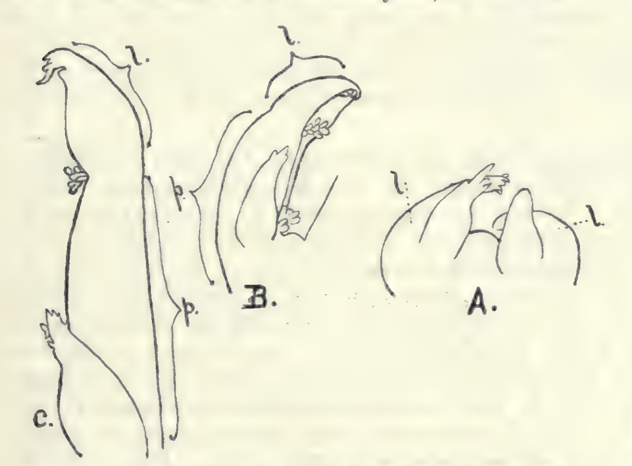


Fig. 360. Phyllodienentwicklung von Acacia calamifolia (nach A. Mann), vergr. *l* die verkümmernde Laminaranlage, *p* der zum Phyllodium sich entwickelnde Blattgrund. Neben jedem Blatte ist eine der beiden Stipulae sichtbar.

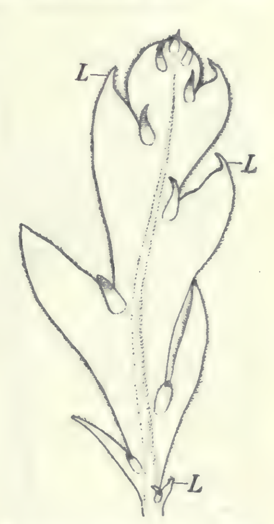


Fig. 361. Acacia alata. Spitze eines durch die Phyllodien geflügelten Sprosses. Neben jedem Phyllodium eines der beiden Nebenblätter sichtbar, *L* die verkümmerte Blattspreite des Phyllodiums.

Die Gestalt der Phyllodien ist in dieser Gattung sehr verschieden[4]). Als „typisch" dürfen wir wohl die Formen betrachten, bei denen das

[1]) Hildebrand, Flora, 1875, p. 372; Frank, Lehrbuch der Botanik II, p. 260 u. a.

[2]) Vgl. Entwicklungsgeschichte, p. 241.

[3]) A. Mann, Was versteht man in der Botanik unter Metamorphose? Dissertation, München 1894.

[4]) Vgl. die Abbildungen Reinke's (Unters. über die Assimilationsorgane der Leguminosen III, Jahrb. für hist. Bot., Bd. 30, p. 105 ff.).

Phyllodium in vertikaler Richtung entwickelt ist und lederige Textur besitzt. Es giebt aber auch Formen, deren Phyllodien nadelförmig sind (A. juniperina, verticillata) oder stielrund (A. teretifolia, juncifolia, scirpifolia etc.). Welche Beziehungen zwischen der Gestaltung der Phyllodien und dem Standorte im einzelnen obwalten, ist unbekannt, man müßte dazu das Gesamtverhalten der Pflanze in Betracht ziehen; denn es ist klar, daß z. B. an ein und demselben Standorte eine Pflanze, die ein tiefgehendes, ausgebreitetes Wurzelsystem besitzt, ihre Blattbildung weniger der Transpirationsverminderung anzupassen braucht als eine, bei der die Wurzelbildung weniger entwickelt ist [1]). Daß aber die bei australischen Pflanzen so viel vorkommende, auch in der Phyllodienbildung zum Ausdruck gelangende Profilstellung der Blätter im allgemeinen als eine Einrichtung zur Transpirationsverminderung zu betrachten ist, kann keinem Zweifel unterliegen. Diese ist bei den verschiedenen Acacia-Arten mit Phyllodien verschieden stark entwickelt, manche haben ihre Phyllodien zu verhältnismäßig dünnen Gewebeplatten von beträchtlicher Größe ausgebildet (die in ihrer Gestalt auffallend an die mancher Eucalyptusblätter erinnern); diese werden natürlich mehr transpirieren als die Formen mit kleinen Phyllodien von Nadelgestalt.

Erwähnenswert ist unter diesen Ac. verticillata (Fig. 371), weil hier eine Arbeitsteilung unter den Blättern eintritt. Nur wenige Phyllodien haben Achselsprosse und nur diese sind gewöhnlich [2]) mit Nebenblättern versehen, sie eilen auch in der Entwicklung den anderen voraus, was Anlaß zu der unrichtigen Hypothese gab, es liege hier ein ähnlicher Fall vor wie bei den Stellaten, d. h. es seien die der Achselsprosse und der Nebenblätter entbehrenden Phyllodien keine selbständigen Blätter, sondern die Nebenblätter der anderen. Dem ist aber unzweifelhaft nicht so, wenngleich die begünstigten Blätter den anderen auch in ihrer Entwicklung vorauseilen.

Bei einigen Acacia-Arten findet ein Schwanken zwischen Phyllodien- und Laubblattbildung, auch nachdem sie das Keimlingsstadium längst hinter sich haben, statt. So bei Ac. heterophylla, A. melanoxylon u. a. Es ist möglich, daß hier vielleicht ein ähnlicher Fall vorliegt, wie er oben für Hakea trifurcata geschildert wurde und wie er auch sonst vorkommt: daß nämlich die einzelnen periodisch sich entwickelnden Sprosse den Wechsel der Blattgestalt wiederholen, wie wir ihn bei Keimpflanzen finden, also am Anfang der Vegetationsperiode, wo Wasser reichlicher zur Verfügung steht, die Jugendblattform bilden und später zur Phyllodienbildung übergehen. Bei den in den botanischen Gärten gezogenen Exemplaren ist eine solche Periodicität allerdings nicht nachweisbar, diese aber befinden sich unter keineswegs natürlichen Verhältnissen. Daß jetzt die Phyllodienbildung von äußeren Verhältnissen nicht mehr direkt beeinflußt wird, davon kann man sich leicht überzeugen, die von mir untersuchten Acaciakeimpflanzen gingen zur Phyllodienbildung über, auch wenn

---

[1]) Die Beziehungen des Wurzelsystems zu den oberirdischen Teilen, speciell zur Blattbildung, sind überhaupt zu wenig berücksichtigt worden. Sie sind bei Keimpflanzen offenbar andere als späterhin, und auch die Thatsache, daß in gutem Boden manche Pflanzen ihre Zweige nicht verdornen lassen, dürfte wesentlich mit der Entwicklung des Wurzelsystems zusammenhängen; auf gutem Boden wird diese eine größere sein als auf schlechtem und dementsprechend auch die Wasserzufuhr.

[2]) Gelegentlich haben auch die anderen Nebenblätter.

sie in einem sehr feucht gehaltenen Raume kultiviert wurden. Dagegen gelang es, wie früher erwähnt (p. 140), bei jungen Pflanzen von Ac. verticillata, die längst zur Phyllodienbildung übergegangen, aber durch längeren Aufenthalt in einem sehr trockenen Raum „geschwächt" worden waren, bei Kultur in feuchtem Raume wieder Phyllodien hervorzurufen. Diese Thatsache, sowie die von Ac. heterophylla u. a. angeführte wird verständlicher, wenn wir uns des oben angeführten entwicklungsgeschichtlichen Nachweises erinnern, wonach die Spreitenanlage bei den Phyllodien stets vorhanden ist, wenngleich sie bei den meisten ihre Entwicklungsfähigkeit nur noch an der Keimpflanze bewahrt hat.

§ 6. **Nebenblätter, Ligularbildung, Stipellen.**

Ursprung und Funktion der Nebenblätter.

1) Einleitung. Der Ausdruck „Nebenblätter" (stipulae) wurde von den älteren Autoren teilweise in einem wenig scharf begrenzten Sinne gebraucht. Man verstand darunter auch beliebige kleine Blätter und Blattteile, wie z. B. Hochblätter und Vorblätter, auch die „Intravaginalschuppen" am Blattgrund (resp. in der Blattachsel) manchen Wasserpflanzen[1]). Dem gegenüber ist hervorzuheben, daß als Stipulae nur Anhängsel der Blattbasis bezeichnet werden können, welche rechts und links aus dem Blattgrund entspringen, ganz ebenso wie Blattfiedern, Blattzähne etc. aus dem oberen Teile der Blattanlage. Später eintretende Wachstumserscheinungen verdecken in manchen Fällen das ursprüngliche Verhalten. Im einfachsten Falle streckt sich der Blattgrund noch nach Anlegung der Stipulae und hebt die Stipulae empor (Stipulae adnatae"). Vielfach treten tiefergreifende Änderungen ein, die sich aber, wie gezeigt werden soll, durch Vergleich mit verwandten

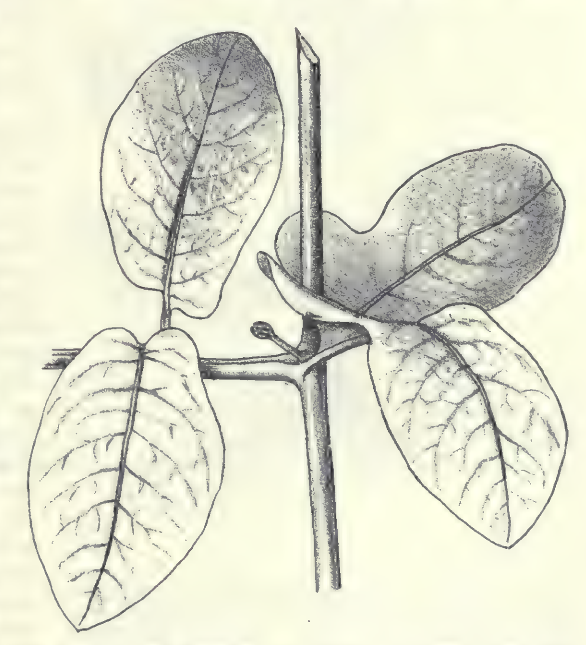


Fig. 362 *A*. Sproßstück von Cobaea scandens (nat. Gr.), schief von der Seite gesehen. Das unterste Fiederpaar des (nicht ganz gezeichneten) links stehenden Blattes hat zwei lappenförmige Auswüchse, die ein Dach über der Achselknospe bilden.

[1]) Vgl. z. B. CASPARY in Jahrb. für wissensch. Botanik I, p. 394. Die Intravaginalschuppen sind, wie ich andeutete und SCHILLING (Flora, 1894, p. 280 ff.) weiter ausführte, schleimabsondernde, dem Knospenschutz dienende Organe.

Formen und durch die Entwicklungsgeschichte noch feststellen lassen, wie z. B. bei der „Axillarstipel“ von Ficus u. a. Diese Erkenntnis führte nun vielfach dazu, auch andere Auswüchse des Blattgrundes von der Bildung freier Nebenblätter abzuleiten. Man hielt diese, weil sie bei einer Anzahl von Pflanzen vorkommen und bestimmte Abänderungen erleiden, für den „Typus“, auf welchen man selbst Gebilde wie die Ligula der Gräser durch Annahme von „Verwachsungen“ u. s. w. zurückzuführen versuchte. Diese bis in die neueste Zeit nachwirkende Annahme der formalen Morphologie halte ich, wie im folgenden dargelegt werden soll, für eine unberechtigte Verallgemeinerung. Auswüchse des Blattgrundes, ja selbst der Blattfläche (bei der Bildung der Ligula der Selaginellen und Isoëten, welche Schleim absondert, sowie Stipellen oder Umgestaltungen des unteren Teiles der Blattspreite) sind in verschiedenen Familien „zum Zwecke“ des Knospenschutzes aufgetreten; daß dies besonders häufig rechts und links von der Blattbasis geschieht, ist leicht verständlich, da hier die Achselknospe am meisten freiliegt.



Fig. 362 *B*. Blatt von Cobaea scandens, von der Oberseite. Von der terminalen Ranke ist nur ein kurzes Stück gezeichnet. Die beiden untersten Blattfiedern sind nach oben hin mit einem Auswuchs versehen.

Zunächst seien einige Beispiele angeführt, für welche man zweifelhaft war, ob es sich um „Stipulae“ oder um die untersten Blattfiedern handle. Bei Cobaea scandens sind die untersten Fiederblättchen des Laubblattes von der anderen abweichend gestaltet (Fig. 362 *A*, *B*). Während die letzteren wie gewöhnlich (vgl. p. 106) in der Weise asymmetrisch sind, daß ihre untere Hälfte die größere ist, ist bei dem untersten Fiederpaar die (der Sproßachse abgekehrte) obere Hälfte die breitere, sie ist an der Basis mit einer ohrförmigen Ausbuchtung versehen. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, daß die Achselknospe unter (bezw. hinter) dem durch die „Ohren“ der hintersten Fiederblätter gebildeten Dach stehen und so gegen Regen und Sonne geschützt sind. Die Stellung ist hier also eine andere als sonst, wenn Nebenblätter eine Knospe schützen, da die ersteren der Knospe ihre Oberseite, die unteren Blattfiedern von Cobaea aber ihre U n t e r seite zukehren. Immerhin aber können wir nach den oben angeführten Beobachtungen verstehen, was die abweichende Gestaltung der Fiederblätter hier teleologisch zu bedeuten hat. Möglich, daß noch anderes in Betracht kommt, indes wird man z. B. dem Umstand, daß Regentropfen in dem seichten von den unteren Blattfiedern gebildeten Becken stehen bleiben, wohl kaum eine besondere Be-

deutung beilegen (allenfalls könnte man daran denken, daß durch die Stellung dieser Blattfiedern auch „ungebetene Gäste“ von den Blüten abgehalten werden). Jedenfalls zeigt uns also dieser Fall, wie Blattfiedern zu nebenblatt ähnlichen Schutzorganen umgestaltet werden können, und in ähnlicher Weise kann man sich auch anderwärts (aber nicht überall!) die Entstehung der Nebenblätter vorstellen.

Ein auffallendes Beispiel für die Verwendung der unteren Fiederblätter als Stipulae zeigt eine im Buitenzorger Garten kultivierte Guilandina aus Ceram (Fig. 363). Das Blatt ist doppelt gefiedert, die untersten Fiederblätter sind zu sehr eigentümlich gestalteten, offenbar als Nebenblätter dienenden Gebilden entwickelt. Möglicherweise derselbe Vorgang findet sich bei einigen Papilionaceen. Die Blätter z. B. von Lotus corniculatus, Tetragonolobus siliquosus sind dreizählig und mit zwei bleibenden Nebenblättern versehen. Unterhalb derselben aber findet sich auf jeder Seite ein kleines Zähnchen, das von manchen für das eigentliche Nebenblatt gehalten wird. Ist dies richtig (was nur durch eine vergleichende Untersuchung festzustellen sein wird), so hätten sich die untersten Fiederblätter hier an Stelle der verkümmerten Nebenblätter ganz nebenblattartig entwickelt. Ist es so in manchen Fällen nicht möglich, die Stipulae scharf von den Fiederblättern zu trennen, so sehen wir andererseits bei manchen Pflanzen Auswüchse an der Basis der Blattspreite, die man als „Öhrchen“ bezeichnet

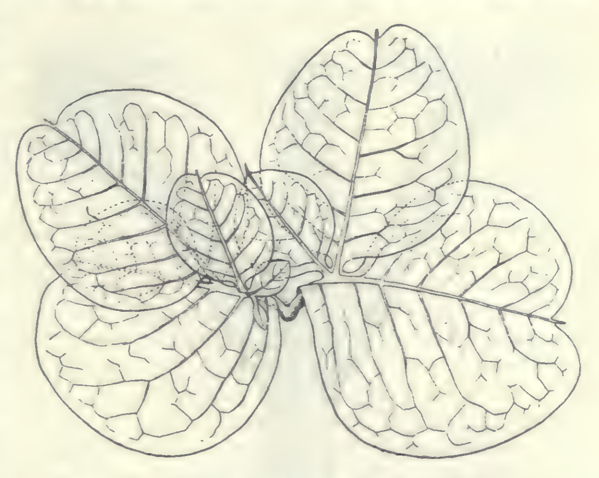


Fig. 363. Stipula von Guilandina sp. (Ceram).

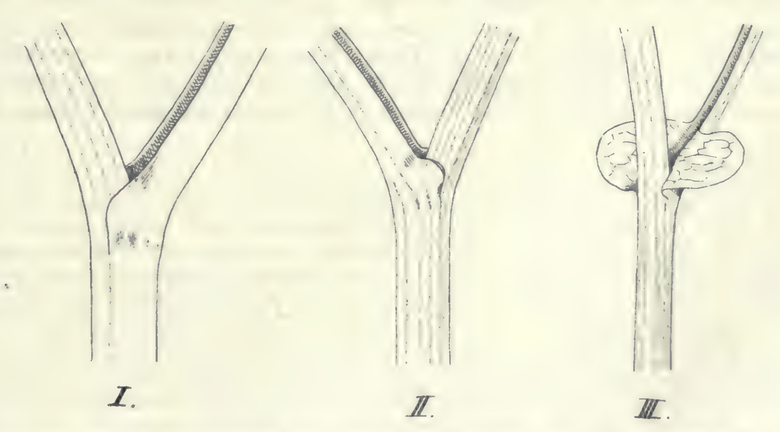


Fig. 364. Adenostyles albifrons, Ausbildung der Blattscheide. *I* ein unteres, *II* und *III* weiter oben an der Sproßachse stehende Blätter.

hat, zu nebenblattartigen Bildungen heranwachsen. Ein Beispiel genüge. Die Blätter am unteren Teile der Stengel von Adenostyles albifrons besitzen einen scheidenförmigen Blattgrund (Fig. 364 *I*). Dieser zeigt bei den weiter oben stehenden Blättern zwei lappenförmige Erweiterungen, die sich bei *III* zu ganz stipulaähnlichen Gebilden gestaltet haben. Der einzige Grund, sie nicht als Stipulae zu bezeichnen, könnte eben nur darin liegen, daß die unteren Blätter nicht damit versehen sind; dafür können wir aber leicht einen biologischen Grund angeben. Die unteren Blätter haben nur die Stammknospe, die oberen die massigeren Inflorescenzanlagen zu schützen. Dem entspricht die flügelförmige Erweiterung des Blattgrundes, die zur Bildung der „Nebenblätter“ geführt hat. Ganz ebenso sind sie bei den meisten anderen nebenblattführenden Pflanzen entstanden, nur pflegen sie dann bei allen Blättern aufzutreten.



Fig. 365. Viburnum Opulus. Sproßstück, 2 mal vergr. An der Basis der beiden Blätter zwei Paare von „Nebenblättern“.

In manchen Fällen war die Entstehung derselben wohl eine andere. Lubbock[1]) hat darauf hingewiesen, daß in der Gattung Viburnum nur Vib. Opulus Nebenblätter besitze und dies damit in Zusammenhang gebracht, daß diese „Nebenblätter“ in den Zwischenräumen zwischen den Blattbasen so gestellt sind, daß sie die Stammknospe schützen. Indes ist namentlich hervorzuheben, daß hier die Nebenblätter an ihrer Spitze fast stets Drüsen tragen, und ferner, daß sie an der Basis eines Blattes oft zu zweien auftreten[2]) (Fig. 365). Nun findet man unterhalb der Lamina eine Anzahl schüsselförmiger Drüsen (die bei uns auch von Ameisen besucht werden, das Sekret dürfte aber namentlich auch beim

---

[1]) Lubbock, On buds and stipules, London 1899.

[2]) Ganz ähnlich verhält sich Impatiens glandulosa. Die unteren Blattzähne des Blattes sind zu Drüsen umgebildet, solche gestielte Drüsen finden sich auch an dem Saume, welcher die Basis der opponierten Blätter verbindet, in Zwei- oder Mehrzahl. Man kann auch sie als Stipulae betrachten. Viburnum Opulus entsprechende Bildungen zeigt (an kräftigen Trieben) auch Sambucus nigra. Hier finden sich zwischen den beiden gegenständigen gefiederten Blättern je zwei bis drei annähernd cylindrische oder mehr abgeflachte, an ihrer Spitze eine Drüse tragende „Nebenblätter“. Ganz ebensolche finden sich oft in Einzahl an der Basis jedes der beiden Blätter der zwei untersten Fiederpaare, oft sind sie auch blättchenähnlich ausgebildet und wohl als Seitenfiedern zweiten Grades zu betrachten, die aber oft nicht zur Entwicklung kommen. Bei vielen Pflanzen ist die Fähigkeit einer höheren Blattgliederung „latent“ vorhanden. Auch die unteren Fiederblätter der Kartoffel zeigen z. B. öfter die Andeutung der Bildung von Fiederblättchen zweiter Ordnung, und bei besonders kräftigen Exemplaren können diese auch ganz entwickelt sein.

Knospenschutz beteiligt sein, worauf LUBBOCK zu wenig Rücksicht nimmt), und es giebt Übergänge zwischen diesen sitzenden Drüsen und den Stipulae. Letztere sind also nichts anderes als gestielte Blattdrüsen, man kann sie ihrer Stellung wegen „Stipulae" nennen, da diese, wie ich oben nachzuweisen versucht habe, keine ihrer Entstehung nach einheitliche Gebilde sind. Es ist deshalb berechtigt bei der Frage, welche der an der Blattbasis befindlichen Teile man als Nebenblätter bezeichnen solle, auch ihre Funktion in Betracht zu ziehen.

Daß diese zunächst der Knospenschutz ist, wurde oben schon hervorgehoben. Er erfolgt in zweifacher Weise: Die einen Nebenblätter schützen die Blattspreite des Blattes, an dem sie entspringen (mit dem darüber liegenden Sproßteil), z. B. Cunonia capensis, Castanea vesca, Amicia Zygomeris u. a., andere die des nächst höheren Blattes (Cinchona-Arten, Magnolia, Ficus, Liriodendron u. a.).

Vielfach ist dies ihre einzige Aufgabe: bei Bäumen mit streng periodischer Entwicklung, wie z. B. bei der Eiche und der Buche fallen die Nebenblätter nach der Entfaltung der Winterknospen ab, sie sind „hinfällig" (stipulae caducae der beschreibenden Botanik). Wir sehen bei den Knospen dieser Pflanzen, daß an den äußeren Blättern die Blattspreite frühzeitig verkümmert, also nur die Nebenblätter in Funktion treten, während nach innen hin die Laubblattanlagen ihre normale Größe gewinnen. Die Verkümmerung der Blattspreite an den Blättern, deren Nebenblätter während der Ruhezeit als Schutzorgane dienen, erfolgt aber, wie andere Pflanzen zeigen, in sehr ungleichem Grade, bald früher, bald später. Bei Liriodendron tulipifera wird am Ende der Vegetationsperiode das Blatt mit Spreite, Stiel und den beiden Nebenblättern noch vollständig angelegt, aber nur die letzteren bleiben (als „Knospenschuppen") stehen, das Blatt selbst verkümmert und fällt ab, und auch an dem nächsten Blatte (das sich im Frühjahr zuerst entfalten sollte) entwickeln sich nur die Nebenblätter weiter. Hier verkümmert also die Blattanlage erst auf einem späten Entwicklungsstadium, aber der Vorgang ist doch im Grunde derselbe wie bei den oben besprochenen Pflanzen (Fagus, Quercus). Die Anregung dazu wird ohne Zweifel durch die Sproßachse übermittelt, deren Internodien zwischen den Knospenschuppen ja auch äußerst kurz bleiben.

In anderen Fällen nehmen die Nebenblätter an der Assimilationsarbeit der Laubblätter teil und leben so lange als diese („stip. persistentes"). Was die Zahl der Nebenblätter anbelangt, so findet sich (abgesehen von Verwachsungen und Spaltungen) gewöhnlich je eine Stipula auf jeder Seite des Blattgrundes, bei Viburnum Opulus (siehe oben und Fig. 365) sind es nicht selten je zwei, ebenso bei Sambucus Ebulus, bei welcher Pflanze die Zahl und Ausbildung der Nebenblätter überhaupt eine schwankende ist, bald sind es zwei wohlausgebildete, fiederblattähnliche Gebilde, bald vier, und namentlich an den oberen Blättern und den ersten schmächtiger Seitensprosse sind die Nebenblätter viel schmäler und auf gestielte Drüsen reduziert, wie sie p. 554 Anm. 2 für S. nigra erwähnt wurden.

Daß die Stipulae basale Auswüchse der Blattanlage sind, spricht sich auch in dem Verlauf der Gefäßbündel aus, den ich aber als ein für den Begriff „Stipula" ausschlaggebendes Moment nicht betrachten möchte.

Wie schon in DE BARY's vergl. Anatomie hervorgehoben wurde, sind die in die Nebenblätter eintretenden Bündel meist Abzweigungen

der Blattbündel. In den von COLOMB[1]) untersuchten Fällen fand dies überall statt. Indes würde ich ein Organ, das sonst die Charaktere eines Nebenblattes hat, auch so benennen, wenn es selbständige Gefäßbündel erhielte, und COLOMB's Ableitung der Stipulae von den Ligularbildungen halte ich für ganz verfehlt, was im folgenden noch weiter begründet werden soll.

2) Entwicklung der Nebenblätter.

Aus dem oben Angeführten geht schon hervor, daß die Nebenblätter Aussprossungen des Blattgrundes sind. Ihre zeitliche Entstehung ist keine fest bestimmte, im allgemeinen dürfte die von MASSART[2]) hervorgehobene Beziehung zutreffen, daß die Nebenblätter um so früher entstehen, je früher sie als Schutzorgane in Thätigkeit treten. Bei Hydrocotyle z. B., wo sie das Blatt, an dem sie entspringen, einschließen, bilden sie sich sehr früh vor dem Auftreten irgend einer Gliederung der Blattanlage[3]). Meist haben die Nebenblätter aber nur die jüngeren Blätter der Knospe zu schützen, dann entstehen sie vor[4]) oder nach dem Auftreten der Gliederung des „Oberblattes", wenn ihre Funktion eine unbedeutende ist, oder sie zur Verkümmerung neigen, entstehen sie verhältnismäßig spät.

Eine solche Verkümmerung der Stipulae tritt sehr häufig ein, es lassen sich die Nebenblätter dann noch als kleine Zähnchen nachweisen oder sie schlagen ganz fehl. Dieses Fehlschlagen ist teleologisch dann leicht verständlich, wenn der Knospenschutz auf andere Weise erzielt wird. Es wurde ein derartiger Fall schon früher besprochen (p. 141): die Blätter von Lathyrus Clymenum haben äußerst reduzierte, zuweilen gar nicht mehr nachweisbare Nebenblätter: die Verbreiterung der ganzen Blattanlage hat die Nebenblätter als Schutzorgane überflüssig gemacht. Ähnlich in anderen Fällen: bei Tropaeolum majus treten die Nebenblätter nur noch bei den beiden ersten Blättern als kleine Spitzchen auf: der verbreiterte Blattstiel selbst schützt hier die Achselknospen Lehrreich sind auch die von LUBBOCK näher untersuchten Verhältnisse bei Helianthemum. Eine Anzahl von Arten, z. B. H. vulgare, tomentosum u. a. haben Stipulae, andere, z. B. H. oelandicum, lasianthum u. a. nicht. Erstere besitzen einen schmalen, letztere einen scheidenförmig erweiterten Blattstiel, dort dienen die Stipulae, hier der Blattgrund dem Knospenschutz, bei H. guttatum haben die Blätter im unteren Teil des Sprosses keine Stipulae, nahe der Blütenregion treten solche auf (gelegentlich ist eine davon mehr oder minder verkümmert). Nach dem oben für Adenostyles Angeführten ist auch dies biologisch leicht verständlich.

Es würde zu weit führen, hier eine Liste über die Verbreitung der Stipulae in den verschiedenen Familien zu geben; übrigens zeigen schon

---

[1]) Recherches sur les stipules. Annales des scienc nat. Ser. VII, 6 (1887).

[2]) Die Abbildungen z. B. von Hydrocotyle sind in der betr. Abhandlung freilich zu wenig klar, um ganz beweisend zu sein.

[3]) Bei Cunonia capensis sollen sie nach MASSART sogar vor der Spreitenanlage auftreten. Mir scheint dieser Fall, welcher eine Ausnahme von einem sonst ganz allgemeinem Verhalten bedingen würde, weiterer Untersuchung bedürftig.

[4]) LUBBOCK meint (On buds and stipules, p. 203) die Entstehungszeit der Stipulae unterscheide sie von den Fiederblättchen z. B. darin, daß sie bei einem gefiederten Blatt mit basipetaler Entwicklung nicht zuletzt, sondern unter Umständen zuerst auftreten. Dabei ist der oben hervorgehobene biologische Gesichtspunkt übersehen, daß dies frühere Auftreten mit dem früher in Thätigkeit treten zusammenhängt.

die wenigen angeführten Beispiele, daß das Auftreten dieser Organe selbst innerhalb der Gattungen ja auch im Entwicklungsgang einer Pflanze ein schwankendes sein kann. Erwähnt sei nur, daß bei Pteridophyten Stipulae nur bei den Marattiaceen[1]) vorkommen, deren dickfleischige Nebenblattgebilde ja ungemein charakteristisch sind. Was man bei den Ophioglosseen früher dafür gehalten hat, gehört nicht hierher. Bei Monokotylen (deren Ligularbildungen unten zu besprechen sein werden) sind typische Stipulae nicht bekannt, was mit dem bei dieser Gruppe so verbreiteten Vorhandensein stark entwickelter Blattspreiten zusammenhängen mag. Wenn man die in den Blattachseln von Tamus europaeus stehenden Gebilde, ferner die Ranken von Smilax als Stipulae bezeichnet hat, so ist dies sicher nicht berechtigt (betr. der letzteren vergl. p. 432).

3) Gestaltungsverhältnisse der Nebenblätter und Umbildungen derselben.

Die Nebenblätter stehen nicht in so mannigfachen Beziehungen zur Außenwelt wie die Blätter, und demgemäß sind auch ihre Gestaltungsverhältnisse einfacher als bei jenen. Größe und Form der Nebenblätter hängen offenbar auf das engste mit ihrer Aufgabe als Knospenschutz zu dienen zusammen. Wo sie, wie bei Vicia Cracca (Fig. 78), nur die Zwischenräume zwischen den Blattfiedern in der Knospe auszufüllen haben, sind sie naturgemäß kleiner, als da, wo sie die ganze Knospe decken (vergl. Fig. 77 und 72 von Bauhinia). Gestalt und Größe der Nebenblätter ändern sich auch vielfach im Verlauf der Einzelentwicklung, in welchem ja auch die Größe der zu schützenden Knospe steigt, Blütenstandsknospen nehmen z. B. mehr Raum ein als vegetative. Die Primärblätter von Viola tricolor z. B. haben noch keine Stipulae, dann kommen solche mit einfachen, weiter oben solche mit größeren, in Zipfel geteilten Nebenblättern. Die Zipfel der Stipulae tragen schleimabsondernde Drüsen und dienen so offenbar auch in dieser Beziehung dem Knospenschutz. Ob das bei allen gefransten Stipeln der Fall ist, bedarf näherer Untersuchung.

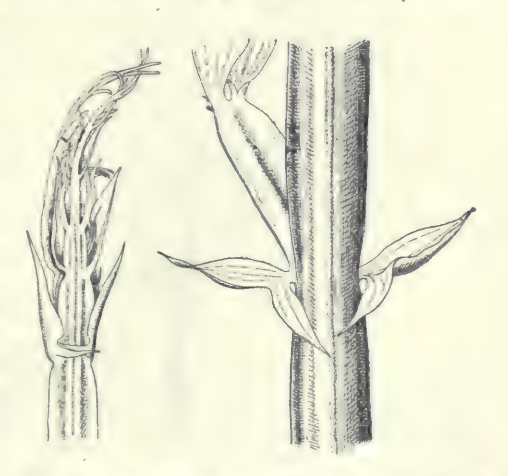


Fig. 366. Links Ende eines Sprosses von Lathyrus heterophyllus, rechts Sproßstück von Lathyrus latifolius (nat. Gr.). Man sieht die nach unten gerichteten einseitigen Stipulafortsätze, welche an dem jungen Sproß von L. heterophyllus noch horizontal eingebogen sind.

Nicht selten sind die beiden Nebenblätter eines Blattes von einander verschieden. Bei den dorsiventralen Sprossen vieler Papilionaceen sind, wie früher dargelegt wurde (p. 105), die auf der Lichtseite stehenden Nebenblätter größer als die auf der Schattenseite stehenden, bei Ervum monanthos ist die kleinere Stipula einfach, die größere am Rande in Zipfel geteilt, vielleicht steht dies damit im Zu-

[1]) Es handelt sich dabei eigentlich um „Axillarstipeln". In ähnlicher Weise kommen diese bei der Gattung Todea vor.

sammenhang, daß die Achselsprosse der Papilionaceen nach der Lichtseite hin verschoben sind (vergl. p. 105, 109) und hier eines ausgiebigen Schutzes bedürfen.

Auf die Symmetrieverhältnisse der Stipeln soll, weil sie früher erörtert wurden (p. 108), hier nicht zurückgekommen werden. Wohl aber verdient ihre eigentümliche Ausbildung bei manchen Papilionaceen hier noch eine kurze Erwähnung. Es handelt sich dabei um die Anhängsel, die sich an der Basis mancher Stipulae finden und diese „pfeilförmig" oder halbpfeilförmig machen. Die Verhältnisse liegen nicht so einfach, wie es z. B. nach LUBBOCK's Darstellung scheinen könnte (a. a. O., p. 175 ff.), denn die Bedeutung der Stipularzipfel ist offenbar nicht in allen Fällen dieselbe.

Fig. 367. Dipterocarpus alatus, Sproßzipfel einer jungen Pflanze. Die Nebenblätter des oben stehenden Laubblattes sind auf der dem Blattstiel zugekehrten Seite verwachsen, sie bilden ursprünglich eine die Stammknospe umhüllende Tüte.

Bei Aeschynomene indica sind die Stipulae am Grunde einseitig nach außen verlängert, und zwar umhüllt diese Verlängerung die Außenseite der jungen Internodien, während die Stipula selbst die Knospe deckt; die Bedeutung des Anhanges ist hier also klar. Lathyrus pratensis hat meist zwei Stipularzipfel, von denen einer nicht selten verkümmert oder nur durch einen kleinen Zahn angedeutet ist, der größere Zipfel ist der nach außen stehende. In der Knospenanlage decken diese Stipularzipfel hier wie bei einigen anderen Lathyrus-Arten nur einen so kleinen Teil der Internodienoberfläche, daß sie als Schutzorgane für diese (im Gegensatz zu Aeschynomene) wohl kaum in Betracht kommen können, eher könnte man sie da, wo sie annähernd horizontal der Stengeloberfläche anliegen (Fig. 365 links), daran denken, daß sie dazu dienen könnten, die Stipulae in der richtigen Lage zu halten. Indes vergrößern sie sich nach dem Austritt aus der Knospenlage noch bedeutend, was dafür spricht, daß sie im entfalteten

Zustand eine bestimmte Funktion haben. Bei Lathyrus latifolius (Fig. 366, rechts) scheinen sie als „Träufelspitzen" zu dienen. Die einseitige Verlängerung der Stipulae ist hier sehr groß, sie sind auch nicht eben, sondern so gebogen, daß aufgespritztes Wasser leicht aus den Blattachseln abläuft, während es sonst von einem Blatt zum anderen herunterrinnen würde.

„Verwachsungen" von Nebenblättern treten bei manchen Pflanzen regelmäßig ein, und zwar sowohl von Nebenblättern eines und desselben Blattes als von verschiedenen Blättern — letzteres nur bei Wirtelstellung (namentlich bei zweizähligen Blattquirlen [1])). Für den ersteren Fall zeigt Fig. 368 ein Beispiel: statt zweier getrennter Nebenblätter finden wir hier ein schuppenartiges (resp. bei Onobrychis trockenhäutiges) Gebilde, das seine Zusammensetzung aus zwei Nebenblättern durch die Zweiteilung an der Spitze erkennen läßt. Es wird dadurch, wie der Querschnitt Fig. 368 zeigt, ein wirksamer Knospenschutz ermöglicht.

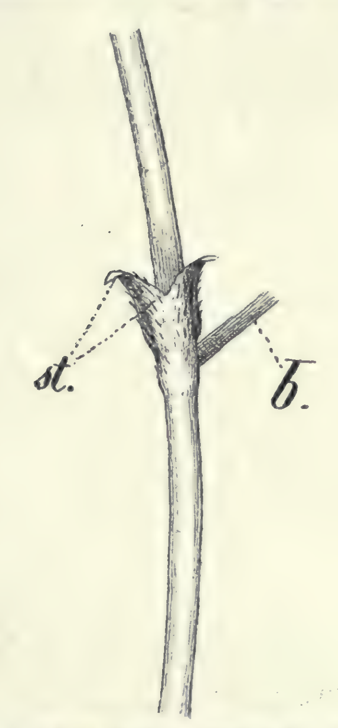


Fig. 368 *A*. Astragalus ascendens. *b* Stiel eines Blattes, zu welchem die aus nach rückwärts verwachsenen Nebenblättern bestehende zweispaltige Stipularbildung *st* gehört.

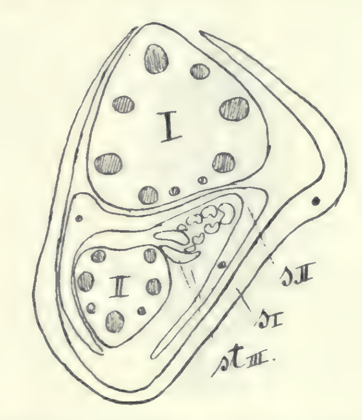


Fig. 368 *B*. Hedysarum obscurum, Knospenquerschnitt vergr. *I*, *s I*; *II*, *s II* zwei Blätter mit ihren Stipularscheiden; *st III* Querschnitt durch die oberen freien Teile der Stipularscheide vom dritten Blatt.

Bei Dipterocarpus (Fig. 367) greifen die Nebenblätter auch auf die Oberseite des Blattstiels herüber, sie bilden eine die Knospe einhüllende Tute, deren Verwachsung aus zwei Nebenblättern aber leicht noch an dem Vorhandensein zweier Spitzen zu erkennen ist.

„Verwachsung" von zu zwei Blättern gehörigen Nebenblättern ist nicht selten bei mit gegenständigen Blättern versehenen Urticaceen. z. B. bei Humulus Lupulus, in geringerem Grade auch bei Urtica dioïca. Hier finde ich die beiden benachbarten Stipulae eines Blattpaares bald voll-

[1]) Ein Beispiel dafür bieten die Primärblätter von Phaseolus multiflorus, die opponiert stehen und gewöhnlich verwachsene Stipulae haben. Die späteren Blätter stehen zerstreut und zeigen natürlich keine Verwachsung der Nebenblätter.

ständig frei, bald am Grunde mehr oder weniger weit hinauf zusammenhängend, sie können selbst ein scheinbar einheitliches Blättchen darstellen, dessen Natur aber aus den beiden Zipfeln an der Spitze erhellt, es verhält sich so, als ob statt vier nur zwei Nebenblätter vorhanden wären, welche muschelschalenförmig die Knospe einschließen. So kommt der Knospenschutz mit geringerem Materialaufwande zustande, als wenn die Nebenblätter einzeln ausgebildet wären. Derartige aus Verwachsung zweier zu verschiedenen Blättern gehörigen Nebenblätter entstandenen Stipeln werden Intrapetiolarstipeln genannt. Sie finden sich namentlich bei Rubiaceen in charakteristischer Ausbildung. Fig. 369 zeigt eine Knospe einer Cinchona, sie ist von den wie Muschelschalen aufeinanderliegenden intrapetiolaren Nebenblättern umgeben. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie auch hier aus „Verwachsung" von je zwei Nebenblättern hervorgegangen sind, selbst wenn dies entwicklungsgeschichtlich nicht mehr nachweisbar ist, d. h. die intrapetiolaren Nebenblätter von vornherein als einheitliche Anlagen erscheinen. Es ist klar, daß eine derartige „Verwachsung" bei wirtel-, namentlich gegenständigen Blättern leicht wird eintreten können.

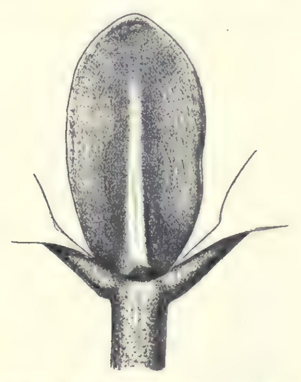


Fig. 369. Endknospe von Cinchona succirubra, sie ist durch die muschelförmigen intrapetiolaren Nebenblätter eingeschlossen von den zugehörigen Blättern ist nur der Stiel gezeichnet.

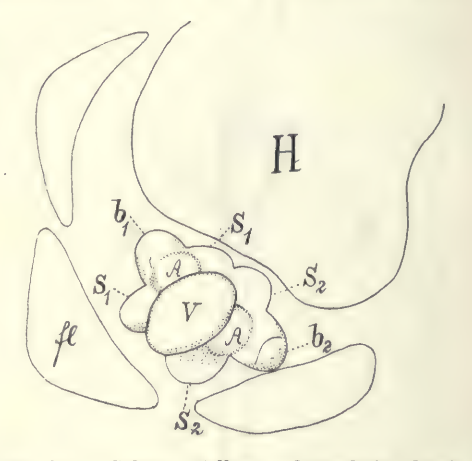


Fig. 370. Galium Mollugo. Querschnitt durch eine Sproßachse *H*, in der Achsel des Blattes *fl* eine Axillarknospe, welche den ersten „Blattwirtel" angelegt hat. *V* der Vegetationspunkt der Axillarknospe b_1, b_2 die ersten Blätter mit den Nebenblättern S_1, S_2. *A* Achselsprosse dieser Blätter. Auf der der Hauptachse zugewandten Seite sind die Nebenblätter gewöhnlich schwächer entwickelt.

Viel Aufmerksamkeit hat die Blattbildung der als „Stellaten" zusammengefaßten Untergruppe der Labiaten auf sich gezogen. Scheinbar sind die Blätter in 4—8-gliedrige Wirtel gestellt. Daß diese aber nicht alle gleichwertig sind, ergiebt sich aus der Thatsache, daß in jedem Blattwirtel höchstens zwei (einander gegenüberstehende) Blätter einen Achselsproß haben. Diese werdən seit DECANDOLLE [1]) als die eigentlichen Blätter betrachtet, die anderen als blattähnlich gewordene Nebenblätter, die dann entweder (wenn mehr als sechs Blätter vorhanden sind) eine „Spaltung" oder eine „Verschmelzung" (wenn es weniger als sechs sind) erfahren haben. Für diese Deutung spricht auch die Entwicklungsgeschichte.

---

[1]) Organographie végétale, p. 349. Die Litteratur ist angeführt in der Abhandlung von M. FRANKE, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Stellaten. Botan. Zeit., 1896, p. 33 ff.

In Fig. 370 ist ein Achselsproß des Blattes *fl* in Oberansicht abgebildet. Er hat zwei Blätter b_1 und b_2 hervorgebracht, die beide Anlagen von Achselsprossen und je zwei Stipulae haben. Am Vegetationspunkt entsteht die Anlage eines „Blattwirtels" als ein Ringwall, dessen Wachstum an zwei einander gegenüberliegenden Punkten gefördert ist, hier entwickeln sich die Spitzen der beiden Hauptblätter des Wirtels.

Die Stipulae erscheinen nach Anlage der Blätter, indem sie aus dem Rande der ringförmigen Anlage zwischen den Laubblättern entspringen und nun allmählich zu gleicher Form und Größe wie die eigentlichen Blattanlagen heranwachsen. Zuweilen (regelmäßig bei bestimmten Arten) entstehen zwischen zwei Blattanlagen auch mehr als zwei Nebenblätter, so daß der „Wirtel" dann also mehr als sechsgliedrig wird. — Andererseits kommen Minderzahlen vor. Bei Galium palustre z. B. finden sich in den Scheinquirlen vier gleichgestaltete, einnervige Blättchen, die sich nur dadurch voneinander unterscheiden, daß nur zwei, einander opponierte, Axillarsprosse haben. Nach Eichler soll hier eine echte Verwachsung ursprünglich getrennter Glieder vorliegen, jedes der beiden Nebenblätter also aus ursprünglich getrennten Anlagen entstanden sein. Ich finde indes, daß dies bei Galium palustre nicht oder doch nur sehr selten der Fall ist, man findet allerdings zuweilen den Rand der Nebenblattanlage ausgebuchtet oder wenigstens verbreitert, resp. schräg abgestutzt [1]), und ist gewiß berechtigt, dies als Andeutung für die Anlage zweier Stipulae zu betrachten, allein öfter sah ich eine solche Andeutung nicht, sondern die Nebenblattanlage erscheint gleich einheitlich. Es ist in der That an die Stelle der beiden Stipularanlagen hier eine Neubildung, das Auftreten eines einzigen Blättchens getreten. Die vergleichende Morphologie würde hier wohl von einer „kongenitalen Verwachsung" sprechen, was nur eine Umschreibung der Thatsache wäre, daß, wo andere Galium-Arten zwei Stipulae haben, hier von Anfang an nur eine einzige vorhanden ist. Für Sherardia arvensis giebt übrigens Massart gleichzeitige Entstehung aller Blättchen eines Wirtels an.

Weiter kann man für die — durch den Vergleich mit anderen Rubiaceen nahe gelegte — Auffassung anführen, daß zwar bei den meisten Galiumarten die Primärblätter von den folgenden nicht abweichen, bei Sherardia arvensis und Galium peregrinum aber der erste Blattwirtel die „Stipulae" schmäler und etwas kürzer zeigt, als die „Blätter" (Massart a. a. O. p. 200). Vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus könnte auch eine andere Deutung möglich erscheinen, die dem entspricht, was oben über die Blattbildung von Limnophila heterophylla mitgeteilt wurde: es würde sich dann handeln um Blätter, die, in zweizähligen Wirteln stehend, sehr tief geteilt wären — und Nebenblätter vielleicht nie besessen haben. Für eine solche Auffassung ist aber das häufige Vorkommen vierzähliger Wirtel nicht gerade günstig. Es fragt sich hier, wie in allen anderen Fällen, wie weit man dem Vergleich mit verwandten Formen eine entscheidende Bedeutung einräumen will; da es unter den Stellaten eine Form giebt (Didymaea mexicana, vgl. die Abbildung von Schumann in Nat. Pflanzenfamilien IV, 4, p. 147, Fig. 47 N und O), welche gegenständige Blätter mit 2—3 kleinen, nicht laubblattähnlichen intrapetiolaren Nebenblättern besitzt, also mit den übrigen Rubiaceen

---

[1]) Vgl. die in Vergl. Entwicklungsgesch. p. 231 Fig. 48 B von mir gegebene Abbildung. Franke hat meine Angaben bestätigt. Gelegentlich wechselt die Zahl der Blätter an den aufeinanderfolgenden Wirteln. Bei einem als „Unkraut" in einem Gewächshaus aufgegangenen Galium finde ich z. B. folgende aufeinanderfolgende Zahlen: 4, 5, 4, 6.)

übereinstimmt, so wird man diese als dem ursprünglichen Typus näher stehend betrachten. In der Blütenregion der Stellaten treten einfache, nebenblattlose Blätter auf und ähnlich ist es in der vegetativen Region einiger Asperula-Arten. Asperula scutellaria[1]) hat an der Keimpflanze auf die Kotyledonen folgend, zunächst einen vierzähligen „Scheinquirl", an dem aber die mit den Hauptblättern alternierenden Nebenblätter schon reduziert erscheinen, die weiterhin streckenweise fast völlig verschwinden.

Während bei den Stellaten das Zustandekommen der eigentümlichen Blattbildung in phylogenetischer Beziehung nicht ganz sicher erscheint, ist die Ableitung einer analogen Blattgestaltung in einem anderen Verwandtschaftskreise klar gelegt[2]). In S. II (p. 33) ist ein „Blattwirtel" von Alchemilla galioïdes abgebildet. Er besteht aus sechs annähernd gleichen Blättchen, die unten zu einer Scheide miteinander vereinigt sind. In Wirklichkeit handelt es sich aber hier nicht um einen zweigliedrigen Blattwirtel wie bei Stellaten, sondern um ein einziges Blatt, dessen Spreite tief geteilt ist und zwar so, daß die einzelnen Abschnitte den Nebenblättern ganz ähnlich ausgebildet werden.

Wie ich a. a. O. nachgewiesen habe, finden wir bei verwandten, aber nicht gestielter, von den Nebenblättern stark verschiedener Blattspreite versehenen Arten in der Hochblattregion einen ganz ähnlichen Vorgang: die Stielbildung unterbleibt, die Größe des Blattes ist verringert, die einzelnen gleichgroßen Abschnitte entspringen (scheinbar) direkt aus der Blattscheide (vgl. p. 528). Es wurde früher hervorgehoben, daß wir bei den Alchemilla-Arten mit scheinbar wirtelständigen Blättern auch einigermaßen einen Nutzen dieser Blattgestaltung einsehen können. Bei den Stellaten ist dies bis jetzt nicht der Fall. Man könnte daran denken, daß es Pflanzen sind mit meist langen dünnen Sproachsen, für welche eine rings um die Knoten annähernd gleichmäßige Verteilung der Blattsubstanz (bei gleicher assimilierender Oberfläche) einen weniger großen Aufwand für Festigungsgewebe u. s. w. in Blatt und Stamm bedingt, als wenn nur je zwei Blattflächen (die dann mit leistungsfähigeren Rippen, Stiel u. s. w. versehen sein müßten) einander gegenüberständen; es scheint mir von dieser Erwägung aus von Interesse, daß die oben erwähnte Didymaea eine Kletterpflanze ist (welche die zurückgebogenen Neberblätter als Kletterhaken benutzt), bei welcher die Sproßinternodien keiner Verstärkung bedürfen, die Blätter aber sind gestielt.

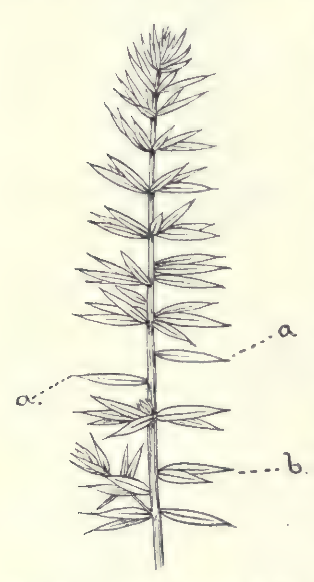


Fig. 371. Sproßende von Acacia verticillata (nat. Gr.), nach A. Mann. Nur wenige der nadelförmigen Phyllodien haben Achselsprosse.

Einen Fall, der mit dem der Stellaten übereinstimmt, glaubte Hofmeister[3]) bei Acacia verticillata annehmen zu sollen, weil bei den (nur scheinbar) wirtelförmig gestellten Phyllodien nur einzelne Achselsprosse haben, die anderen hielt er für blattähnlich gewordene Nebenblätter. Wie A. Mann und ich gezeigt

[1]) Franke a. a. O.
[2]) Pflanzenbiol. Schild. II, p. 32.
[3]) Allg. Morphologie, p. 525.

haben, ist aber Hofmeister's Auffassung unrichtig; es geht dies schon daraus hervor, daß an der Basis der mit Axillarsprossen versehenen Phyllodien stets kleine, sehr reduzierte Stipeln vorkommen, die auch an den anderen gelegentlich auftreten. Die „begünstigten" (mit Achselsprossen versehenen) Phyllodien eilen den anderen auch in der Entwicklung voraus; es ist ein Fall von eigentümlicher Arbeitsteilung unter den Blättern, der aber mit den Verhältnissen bei den Stellaten nur eine oberflächliche Ähnlichkeit hat.

Axillarstipeln.

a) Als Axillarstipeln bezeichnet man solche, die in den Blattachseln stehen, zuweilen hängen sie mit dem Blattgrund auf eine kürzere oder längere Strecke zusammen. In einigen Fällen läßt sich zeigen, daß die Axillarstipeln aus den seitenständigen dadurch hervorgegangen sind, daß diese miteinander vereinigt werden durch eine auf der Oberseite der Blattanlage auftretende Neubildung. Bei Melianthus z. B. bildet sich an der oberen Grenze des Blattgrundes ein Transversalwulst, welcher die beiden seitlichen Ausbreitungen des Blattgrundes miteinander vereinigt und nun mit denselben heranwächst, man kann sagen, die Stipularbildung greift hier auf die Blattoberseite über. Bei den Ficusarten finden sich Übergänge von freien Stipulae bis zu einer scheinbar als selbständiges Blatt erscheinenden Stipulartute, welche die Knospe einhüllt und als riesig entwickelte Axillarstipel zu betrachten ist, die sich später an ihrer Basis ablöst; so z. B. bei Ficus elastica. Ficus Pseudo-Carica dagegen besitzt freie Stipeln, deren Insertion aber soweit auf jeder Seite auf die Oberseite der Blattbasis herübergreift, daß, wenn wir uns diese Insertionszone auf gemeinsamer Basis emporgehoben denken, wir eine Axillarstipel mit freien oberen Enden erhalten und auf der Außenseite offen, wie dies letztere z. B. bei Artocarpus der Fall ist; bei Artoc. integrifolia finde ich übrigens (bei Keimpflanzen) oben einen Einschnitt in der Tute, der die Zusammensetzung aus zwei Nebenblättern erkennen läßt. Je früher die Vereinigung durch den verbindenden Querwulst vor sich geht, desto mehr wird die Axillarstipel als ein einheitliches Gebilde erscheinen. Und wenn die Nebenblätter auch auf der der Blattinsertion gegenüberliegenden Seite miteinander vereinigt werden (vgl. das oben Angeführte), so muß eine geschlossene „Tute" entstehen.

Lassen sich so die Axillarstipeln von freien seitlichen in manchen Fällen ableiten, so bin ich doch nicht der Meinung, daß dies überall der Fall ist. Es kann dieselbe Bildung auch da auftreten, wo es nie zur Anlegung freier seitenständiger Stipulae kommt, und wo wir auch zur Annahme von solchen keinen Grund haben.

Dikotylen. Als Beispiel möchte ich Caltha palustris anführen. Fig. 372 zeigt links eine freipräparierte Knospe. Diese ist umhüllt von einem oben offenen, annähernd kegelförmigen Gebilde, der Axillarstipel des rechts stehenden Laubblattes. In der rechts abgebildeten, zu einem Blütenstand sich entwickelnden Knospe ist die Axillarstipel, welche als Knospenschutz dient, der massigeren Ausbildung der Knospe entsprechend mehr entwickelt. In älteren Zuständen finden wir den oberen Teil hornartig ausgezogen oder den einen Rand der Mündung kapuzenartig über den anderen geschlagen, wodurch ein Abschluß nach außen erzielt wird. Das Blatt wird ursprünglich als wulstige Hervorragung des Vegetationspunktes angelegt. Frühe erhebt sich an seiner Basis ein Auswuchs, welcher mit den Seitenteilen des Blattgrundes in Verbindung steht. Der Blattgrund

greift bald um die ganze Sproßachse herum, er wächst mit dem Auswuchs der Blattoberseite über den Sproßvegetationspunkt empor und bildet so die erwähnte „Axillarstipel". Wozu sollen wir in diese zwei Nebenblätter hineindeuten? Solche sind ja bei anderen Ranunculaceen auch nicht da.

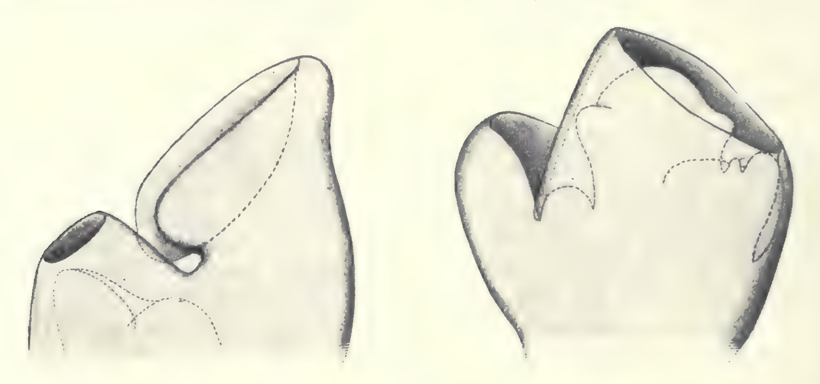


Fig. 372. Caltha palustris. Links freipräpariertes Blatt mit „Axillarstipel", welche die Knospe einschließt, rechts Blatt, dessen Axillarstipel eine junge Inflorescenz umfaßt.

Die „Ochrea" der Polygoneen entsteht ganz ebenso, auch hier erscheint die Ableitung der Axillarstipel von seitlichen nicht erforderlich, obwohl zunächst bei Rumex rechts und links am Blatte eine Vergrößerung der Blattscheide eintritt, die man für Andeutung von Nebenblättern halten könnte [1]), die aber auf solche noch keineswegs hinzuweisen braucht; denn es ist leicht verständlich, daß die Bildung des Knospenschutzorgans gerade hier beginnt. Dann erscheint auf der Blattoberseite eine die Seitenteile verbindende Wucherung. Es dient die „Ochrea" der Knospe namentlich auch dadurch zum Schutz, daß sie mit schleimabsondernden Drüsen besetzt ist.

Solche Axillarstipeln können auch mit Intrapetiolarstipeln kombiniert auftreten, was dann besonders eigentümliche Bildungen ergiebt, indem die Intrapetiolarstipeln miteinander sich vereinigen zu einer kragenförmigen, als Knospenschutz dienenden Bildung. So ist es bei einer in Ceylon gesammelten Gaertnera, von welcher Fig. 373 *2* ein Querschnittsbild einer Knospe giebt. Die Stipularscheiden sind punktiert. Daß sie offenbar aus intrapetiolaren Nebenblättern hervorgegangen sind, zeigt Fig. 373 *1*, wo zwischen dem jüngsten Blattpaar die intrapetiolaren Nebenblätter zu sehen sind. Denkt man sich, daß auch die Oberseite der Basis jedes Blattes sich an der Stipularbildung beteiligt, die intrapetiolaren Nebenblätter also gewissermaßen über die Hauptblätter herübergreifen, so erhält man die eigentümliche hier vorliegende Bildung. Die Stipularscheiden sind mit zahlreichen Drüsen versehen, von denen wohl anzunehmen ist, daß sie am Knospenschutze sich beteiligen.

Merkwürdige „Axillarstipeln" besitzen einige Arten der Gattung Gunnera. Diese Gattung umfaßt Formen von sehr verschiedenen Größendimen-

[1]) Die freien, seitenständigen Stipulae, die ich früher (vgl. Entwicklungsgeschichte, p. 232) für Rheum undulatum in der Blütenregion angab, sind nur scheinbar vorhanden durch Zerreißung der Ochrea in zwei Lappen.

sionen. Die „Axillarstipeln“ finden sich nur bei denjenigen, welche einen dicken, knolligen Stamm besitzen, dessen Endknospe demgemäß sehr massig

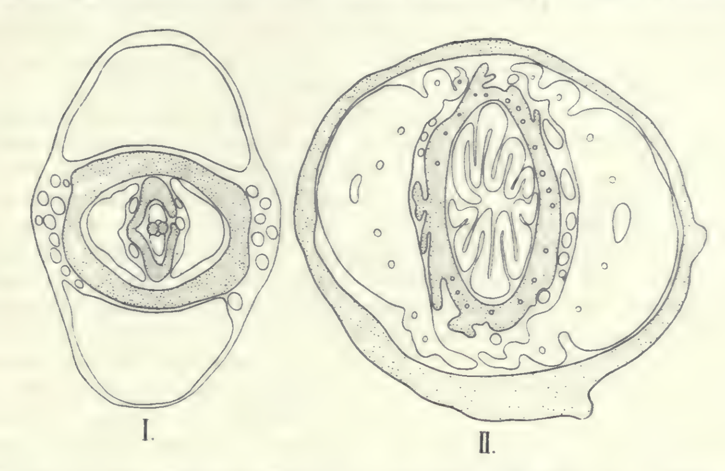


Fig. 373. Querschnitte durch die Knospe einer Gaertnera sp. (Ceylon). *I* höher, *II* tiefer geführt. Die Nebenblätter sind punktiert.

ist. Zu deren Schutz sind Organe entwickelt, welche den Arten mit schmächtigerem Stamme fehlen, also z. B. G. macrophylla und den kleinen neuseeländischen Arten.

Es liegt hier eine der auffallendsten Beziehungen zwischen Größe und Organbildung innerhalb einer und derselben Gattung vor. Die bei Gunnera chilensis[1]) und G. manicata sich findenden „Axillarstipeln“ sind von beträchtlicher Größe (6—7 cm Länge). Sie sind von Leitbündeln durchzogen und dienen in der Ruhezeit auch der Stoffspeicherung und dem Knospenschutze. Der Schutz, welchen sie bieten, wird dadurch erhöht, daß sie durch Schleim miteinander verklebt sind; man kann sie wohl am besten ableiten von schleimabsondernden Drüsen, die als Auswüchse der Blattbasis auch sonst auftreten, hier aber sich auch anderen Funktionen angepaßt und riesige Größe erreicht haben.



Fig. 374. Stengel und Blattstück einer Graminee. *h* Halm, *v* Blattscheide, *k* Anschwellung der Blattscheide über dem Knoten, *s* Stück der Blattspreite, *l* Ligula. Nat. Gr. (Lehrb.)

M o n o k o t y l e n. Bei Monokotylen finden sich Axillarstipeln, denen von Caltha entsprechend, bei einer Anzahl von Formen, ihnen schließen wir auch die Besprechung der Ligularbildungen an.

Erwähnt sei Potamogeton. Das Blatt besitzt zuerst nur eine den Stengel beinahe ganz umfassende, gegen die Spreite deutlich abgegrenzte Blattscheide. Später tritt dann auf der Innenseite des Blattes, da wo die

[1]) Vgl. REINKE, Morphologische Abhandlungen, Leipzig 1873, p. 78 ff.

Ränder der Blattscheide sich ansetzen, eine Wucherung auf, von den beiden Seiten nach innen fortschreitend, welche die beiden Seitenteile der Blattscheide miteinander verbindet; die so angelegte, später lange auswachsende „Tute" dient dem Knospenschutze, sie unterscheidet sich — bei den untersuchten Arten — von der der Polygoneen wesentlich nur dadurch, daß sie auf einer Seite offen ist.

b) Die Ligula der Gräser tritt auf in Gestalt eines trockenhäutigen, meist chlorophylllosen Auswuchses an der Grenze zwischen Blattscheide und Blattspreite. Sie erreicht bei den verschiedenen Gräsern sehr verschiedene Mächtigkeit, bei Psamma arenaria kann ihre Länge 4 cm betragen, sie ist hier von Blattnerven durchzogen, die von chlorophyllhaltigem, mit Spaltöffnungen versehenem Gewebe begleitet sind; auch andere Gräser mit wohlentwickelter Ligula (Oryza sativa, Arundinaria japonica) zeigen sie mit Leitbündeln ausgerüstet[1]), meist aber besteht sie nur aus parenchymatischem Gewebe.

So verbreitet dieses Gebilde ist, so wenig weiß man doch über seine Bedeutung. Die einzige Vermutung, die man darüber äußerte, war die, daß man annahm, die kragenförmige Ligula verhindere das an den Blättern herabrinnende Regenwasser in die Spalte zwischen Spreite und Scheide einzudringen.

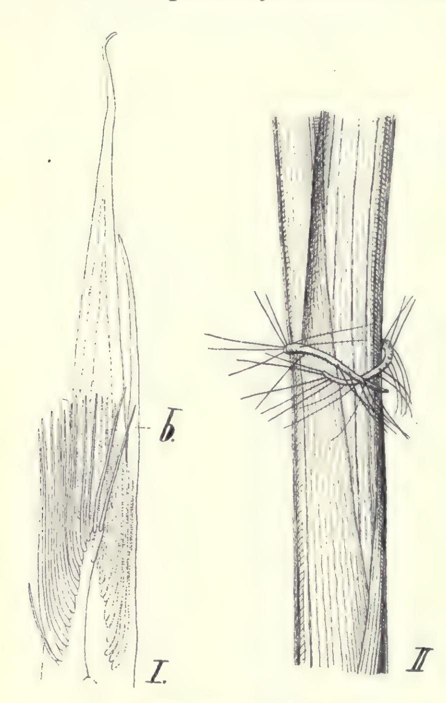


Fig. 375. Oryza sativa. *I* Ligula im Knospenstadium frei präpariert (*b* Stück des zugehörigen Blattes). Die Ligula schließt die Knospe ab, die beiden „Blattsicheln" dienen als Verstärkung des Ligularverschlusses, sie sind aufrecht (eine außen, eine innen), vergr. *II* Die Blattsicheln im entfalteten Zustand, die Ligula ist vom nächstjüngeren Blatt schon durchwachsen.

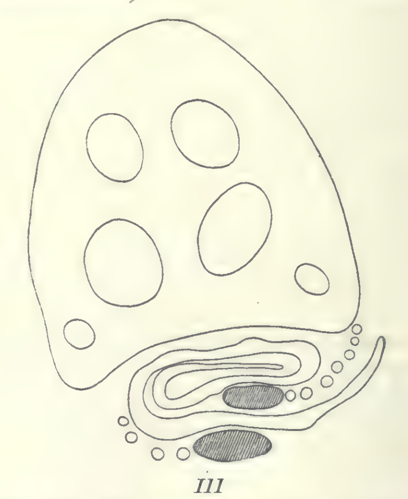


Fig. 376. *III* Querschnitt durch ein Blatt von Oryza sativa oberhalb der Ansatzstelle der Ligula. Diese ist noch zusammengerollt (sie bildet den Knospenabschluß), sie ist verstärkt durch die im Querschnitt getroffenen aufrechten „Sicheln" (schraffiert) und deren gleichfalls quer getroffenen Haare.

Diese, wie es scheint, zuerst durch SCHLECHTENDAHL gegebene Deutung der Funktion der Ligula schien mir nicht sehr einleuchtend.

[1]) Betreffs des Verlaufes derselben vergl. COLOMB a. a. O.

Zunächst läßt sich bei Oryza, welche eine wohlentwickelte Ligula besitzt, leicht nachweisen, daß die Ligula nicht zur Verhinderung des Wassereindringens bestimmt sein kann. Denn auf die Blattfläche gelangte Wassertropfen rollen nicht zur Ligula hinab, sondern fallen von dem unbenetzbaren, mit der Spitze herabgebogenen Blatte auf den Boden. Vielmehr dient die Ligula dem Knospenschutze. Die Endknospe ist von den Blattscheiden umhüllt und wird bei ihrem weiteren Wachstum allmählich aus denselben herausgeschoben. Entfernt man die entfalteten Blätter, so gelangt man zu einem, dessen Ligula den Abschluß der Knospe nach oben bildet. Sie ist, wie Fig. 375 *1* zeigt, zu einem spitz kegelförmigen Gebilde zusammengerollt (das später durchwachsen wird). Verstärkt ist diese, die Knospe abschließende Kappe noch dadurch, daß am Grunde der Blattspreite sich zwei sichelförmige Auswüchse finden, die am entfalteten Blatte annähernd horizontal abstehen, in der Knospe aber nach oben gerichtet sind, wobei, wie auch der Querschnitt Fig. 375 zeigt, eine der „Sicheln" nach außen, eine nach innen zu liegen kommt. Die langen steifen Haare, mit denen die Außenseite der Sicheln besetzt ist, sind in der Knospe gleichfalls nach oben gerichtet und tragen zur Verstärkung des durch die zusammengerollte Ligula gebildeten Knospenabschlusses bei. Noch einfacher, d. h. ohne Entfernung älterer Teile, ist die Bedeutung der Ligula zu sehen bei dem obersten, die Inflorescenz umschließenden Blatte von Dactylis glomerata und bei manchen Zingiberaceen, z. B. Hedychium Gardnerianum, Alpinia nutans. Auch hier verlängert sich die Scheide als „Ligula" über den Ansatz an die Spreite hinaus. Diese Ligula dient beim obersten Laubblatt als Abschluß der Knospe nach oben, bleibt aber, nachdem sie von der Knospe durchwachsen ist, in ganz ähnlicher Weise wie bei den Grasblättern an der Basis der Lamina stehen. Sie enthält zahlreiche Leitbündel. — Kehren

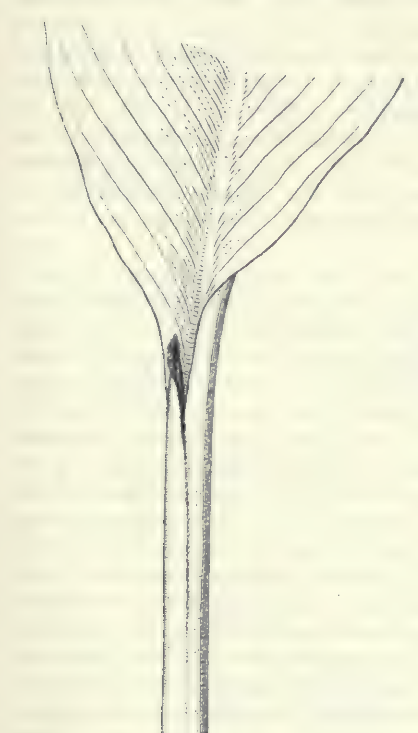


Fig. 377. Alpinia nutans. Stück eines Blattes in nat. Gr. Die Blattscheide endigt oben in einer zur Tute zusammengerollten Ligula, welche den Knospenabschluß bildet.

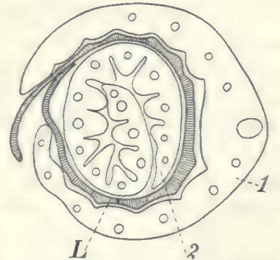


Fig. 378. Alopecurus pratensis. Querschnitt durch ein Blatt. *1* oberhalb der Ansatzstelle seiner (schraffierten) Ligula *L*, eingeschlossen ist ein zweites Blatt (*2*) (schwach vergr.).

wir noch einmal zu den Gräsern zurück, so kann auch in den Ährchen, wo durch Ligularbildung die (der Lamina entsprechende) Granne vielfach scheinbar rückenständig wird, von einem Schutz gegen Wassereindringen nicht die Rede sein: es wird durch den an der Basis der Granne erfolgenden Auswuchs ein dichteres Aufeinanderliegen der das Ährchen bedeckenden Spelzen vermittelt, ebenso wie in anderen Fällen sich der Scheidenteil der Spelze rechts und links zu je einem Auswuchs verlängert (z. B. bei Bromus), welchen die als Stipula bezeichnen mögen, die an solchen Wortübertragungen Vergnügen finden.

Übrigens kommt die Ligula der Gräser nicht immer wie bei Oryza als Organ des terminalen Knospenabschlusses in Betracht, sie dient auch sonst als temporäres Schutzorgan. Fig. 377 zeigt einen Querschnitt durch eine Knospe von Alopecurus pratensis. Die Ligula befindet sich da, wo die Blattscheide in die Blattspreite übergeht. Hier ist, da die Blattspreite später flach sich ausbreitet, die Blattscheide aber einen Hohlcylinder bildet, eine offene Stelle. Die Ligula greift, wie die Abbildung zeigt, mit ihren freien Rändern nach vorn über, sie deckt die offene Stelle und umgreift das nächstjüngere Blatt (*2*) an seiner Basis. Es schiebt sich durch interkalares Wachstum aus der Ligula allmählich heraus, seine Gewebe haben Zeit, sich den Anforderungen der Außenwelt entsprechend allmählich zu verändern. Mit anderen Worten, ich betrachte hier die Ligula als ein Organ, welches einen gewissen Abschluß der Knospe auch während des Durchtritts des jeweils jüngsten Blattes ermöglicht. Bei Hordeum, Lolium u. a. wird der durch die Ligula bewirkte Verschluß noch durch einen sichelförmigen Auswuchs an beiden Seiten der Basis der Spreite verstärkt.

Nach der hier gegebenen Darstellung tritt die Ligula der Gräser erst ziemlich spät in Funktion, sei es, daß sie als „Knospenkappe“ oder sonst beim Knospenschutz mitwirkt. Dem entspricht auch die Zeit ihrer Entstehung, sie bildet sich erst (an der Grenze von Blattscheide und Blattspreite) als ein Auswuchs der Blattoberseite, wenn die Scheide schon deutlich als solche gesondert ist, während Axillarstipeln, die früher in Funktion treten, an der Blattbasis nahe der Insertion angelegt werden. Es wäre aber ganz verkehrt, wenn man, wie dies früher geschah[1]), die Ligula der Gräser aus einer mit ihrer Außenseite mit der Blattscheide verwachsenen Axillarstipel ableiten wollte, keine Verwachsung liegt vor, sondern eine mit der späteren Inanspruchnahme zusammenhängende spätere Anlegung, die im übrigen mit der der Axillarstipel von Caltha u. a. übereinstimmt. Der verhältnismäßig nur kurze Zeit dauernden Funktion der Ligula entspricht auch ihr meist zarter Bau, auf welchen hier nicht weiter einzugehen ist. Ob sie neben der soeben erörterten Bedeutung für die Knospe auch nach der Entfaltung noch eine Funktion hat, bleibe dahingestellt, hier genügt es darauf hingewiesen zu haben, daß die bisherige Vermutung über die Funktion der Ligula für Oryza sicher unrichtig, für andere Gräser zum mindesten nicht erschöpfend ist, ganz abgesehen davon, daß es „schädlicher“ sein dürfte, wenn die Wassertropfen auf der Spreitenbasis liegen bleiben, als wenn sie in die Scheide eindringen, was ja bei den meisten Gräsern ohnedies nur in sehr beschränktem Maße geschehen könnte.

Die Gräser sind nicht die einzigen Pflanzen, deren Blätter Ligular-

---

[1]) Vergl. z. B. A. de St. Hilaire, Leçons de botanique, p. 193 und ähnliche Äußerungen späterer Schriftsteller.

bildungen zeigen. Das Blatt von Chamaerops[1]) und Rhapis ist im Jugendzustand bedeckt von einer Hülle, die aus mehreren Zellenlagen besteht. Die Hülle (*l* Fig. 378) geht hervor aus einer Schuppe, die sich auf der Grenze zwischen Blattstiel und Blattfläche bildet und über die Vorderseite des Blattes hinaufwächst, und aus zwei (resp. einer in der Mitte ausgebuchteten) aus der Hinterseite der Blattanlage sich entwickelnden Schuppen; am fertigen Blatte erscheinen diese Gebilde als ein gebräunter Saum, im Jugendzustand aber stellen sie einen sehr wirksamen Knospenschutz dar. Sie entwickeln sich demgemäß ziemlich früh, die Ligula dient zunächst der Blattfläche, die sie bedeckt, als Schutz, später wird sie nach vorn gebogen und bildet mit der jetzt schon entwickelten Blattscheide einen fast geschlossenen Cylinder, in welchem sich das nächstjüngere Blatt befindet. Diese Ligularbildungen sind also zweifelsohne Neubildungen auf der Blattfläche, die dem Knospenschutze dienen. Zugleich ist klar, daß man in einem Falle, wo wie bei Chamaerops diese Auswüchse sich auf der Vorder- und der Rückseite bilden, sie nicht mit den seitlichen Stipulae anderer Pflanzen in Verbindung bringen kann. Ebensowenig Grund dazu liegt auch bei den Gräsern vor.

Fig. 379. Chamaerops humilis (nach DEINEGA). Bei *C* und *D* die „Ligula" sichtbar, bei *F* die Trennung in einzelne Abschnitte durch Verschleimung.

Die Ligularbildungen der genannten Palmen leiten uns ohne weiteres über zu den „Stipellen" einiger Dikotylen.

Auch unter dem Wort Stipellen hat die formale Morphologie Gebilde verschiedener Herkunft zusammengefaßt, wie ich schon früher hervorhob[2]).

Einerseits verkümmerte Fiederblättchen, andererseits selbständig entstandene Wucherungen, die, wie wir jetzt hinzufügen können, gleichfalls dem Knospenschutze dienen. Das bekannteste Beispiel für letztere bieten eine Anzahl (nicht alle!) Thalictrum-Arten. Bei Thalictrum ist das Blatt aus dreizählig verzweigten Teilblättchen zusammengesetzt: die Stipellen ent-

[1]) GOEBEL, Vergl. Entwicklungsgeschichte, p. 221, DEINEGA, Flora, 85. Bd., p. 488 ff. Daselbst auch weitere Litteratur.

[2]) Vergleichende Entwicklungsgeschichte, p. 273.

stehen paarweise, je eines auf der Rücken- und eines auf der Bauchseite des Blattes, da, wo die Seitenblättchen erster Ordnung von der Rhachis abgehen (Fig. 380). Da die Teilblättchen einander annähernd gegenüberstehen, stehen dann vier Stipellen an den Verzweigungsstellen, sie verwachsen nicht selten miteinander. Diese Stipellen decken die Blattteile in der Knospenlage nach außen, wie der in Fig. 381 abgebildete Schnitt zeigt; darin, nicht in ihrer Fähigkeit Regentropfen festzuhalten beruht ihre Bedeutung. Was sollten die paar Regentropfen, welche von den Stipellen festgehalten und aufgenommen werden, dem großen Thalictrumblatt auch nützen? Die „Stipellen", die sich bei Phaseolus-, Robinia-, Desmodium-Arten und anderen Leguminosen an der Basis der Teilblättchen finden, sind dagegen offenbar rudimentäre Fiederblättchen, sie treten meist in Gestalt kleiner

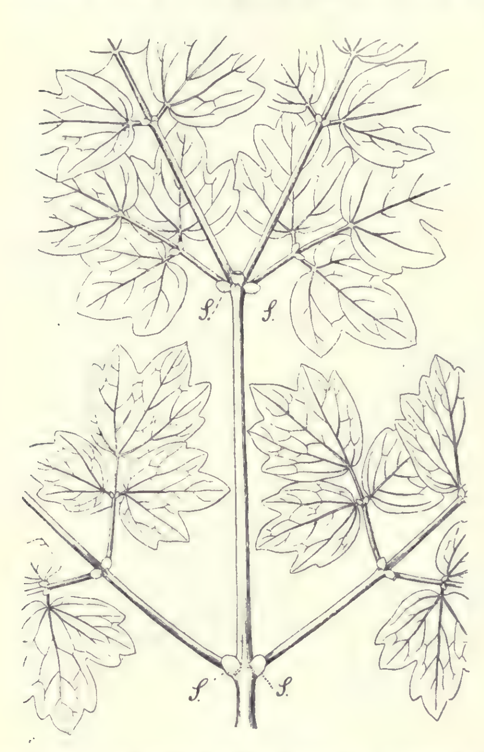


Fig. 380. Thalictrum aquilegifolium, Stück eines Laubblattes, etwas verkleinert, bei *S*, *S* die Stipellen, welche auch an den Stielen der Blättchen höherer Ordnung sichtbar sind.

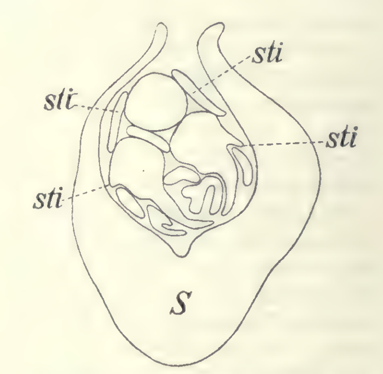


Fig. 381. Querschnitt durch eine Blattscheide (*S*) von Thalictrum aquilegifolium, in welche ein jüngeres Blatt eingeschlossen ist. *sti* dessen Stipellen.

Zähne auf, sind aber gelegentlich z. B. bei Robinia an Stockausschlägen und anderen besonders kräftig ernährten Sprossen auch als Blättchen entwickelt. Daß es sich dabei um reduzierte Organe handelt, ist nicht eben wahrscheinlich, doch kommen Verkümmerungen auch an anderen Leguminosenblättern, denen man keine Stipellen zuschreibt, nicht selten vor. So finde ich bei Acacia lophantha das unterste, dem Gelenkpolster nächststehende Fiederpaar entweder ganz verkümmert oder in Form eines oder zweier kleiner Spitzchen sichtbar. Es ist fraglich, ob diesen reduzierten Gebilden in den oben genannten Fällen eine Funktion zukommt. Sie entstehen, wie dies bei rückgebildeten Organen vielfach der Fall ist, verhältnismäßig spät.

Umgebildete Nebenblätter. Die Hauptfunktion der Nebenblätter ist nach dem oben Mitgeteilten der Knospenschutz. Es wurde

schon hervorgehoben, daß an diesem sich auch auf den Nebenblättern befindliche Sekretionsorgane beteiligen, welche Schleim u. s. w. absondern, so daß die Nebenblätter auch als Sekretionsorgane in Betracht kommen. Auch Honigdrüsen finden sich bei manchen Pflanzen (z. B. Vicia-Arten) auf den Nebenblättern, und in einigen Fällen, wie bei Sambucus nigra, ist nach der gewöhnlichen Auffassung meist das ganze Nebenblatt zur Drüsenbildung aufgebraucht und erscheint nur bei üppigen Trieben (Stockausschlägen u. dgl.) in seiner ursprünglichen Gestalt. Indes ist hier wie bei Viburnum Opulus, wie oben dargelegt wurde, auch das Umgekehrte möglich, nämlich daß die Nebenblätter sich eigentlich aus Drüsen des Blattrandes entwickelt haben, worüber nur eine sorgfältige Vergleichung aller einschlägigen Verhältnisse entscheiden könnte. Zu Dornen umgebildet sind die Nebenblätter von Robinia Pseudacacia, der succulenten Euphorbien, Paliurus australis u. a., und bei Pterospermum javanicum fand RACIBORSKI[1]) eines der beiden Nebenblätter zu einem kleinen (auf der Zweigunterseite stehenden) Becher umgebildet, dessen Innenfläche mit Perldrüsen besetzt ist, die von Ameisen aufgesucht und entfernt werden.

Rückblick. Ein Vergleich der verschiedenen Stipularbildungen nach den beiden Gesichtspunkten: wie sind sie entstanden und was sind die Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion? zeigt uns zwar noch manche Lücken unserer Kenntnisse. Immerhin aber ließ sich zeigen, daß wir es der Hauptsache nach zu thun haben mit Gebilden, die dem Knospenschutze dienen, der sonst durch Verbreiterung des Blattgrundes, Versenkung der Knospen in das Gewebe der Sproßachse u. s. w. erreicht wird. Wir sehen, daß es dieser Funktion entspricht, daß vielfach rechts und links am Blattgrund ein Auswuchs auftritt, daß aber auch andere Teile des Blattes analoge Schutzorgane produciren können und daß deshalb die formale Morphologie, die überall nur zwei „freie“ Stipulae als Ausgangspunkt nahm, mehrfach zu nicht haltbaren Konstruktionen gelangt ist.

§ 7. **Umgebildete Blätter.**

Unter „umgebildeten“ Blättern verstehen wir solche, die andere Funktionen als die gewöhnlichen Laubblätter übernommen und in Verbindung damit eine mehr oder minder tief greifende Gestaltveränderung erlitten haben. Es ist selbstverständlich, daß irgend welche Grenzen gegenüber den normalen Laubblättern sich nicht ziehen lassen, da die Umbildung in sehr verschiedenem Grade auftritt und auf sehr verschiedenen Stufen der Blattentwicklung einsetzt: auf einer je früheren Stufe sie erfolgt, desto tiefer greifend ist die Umbildung. Die im folgenden gegebene Einteilung ist keine konsequente, sie geht bald von formalen (die Stellung betreffenden), bald von funktionellen Gesichtspunkten aus. Sie ist aber absichtlich so gewählt, um nach verschiedener Richtung hin Beispiele für die mannigfaltigen Beziehungen zwischen Form und Funktion zu geben: es schien dies lehrreicher, als wenn eine Einteilung nach einheitlichen Gesichtspunkten durchgeführt worden wäre. Wir beschränken uns dabei zunächst auf die vegetative Region, die Sporophylle sollen zusammen mit den sonstigen Blattgebilden der Blüten mit diesen letzteren zusammen besprochen werden.

---

[1]) Über myrmekophile Pflanzen, Flora, 1900, 87. Bd., p. 40.

1) Vorblätter.

Die „Vorblätter" sind zunächst charakterisiert durch ihre Stellung. Wir finden sie — wo sie überhaupt vorkommen — bei den Dikotylen meist in Zweizahl an der Basis der Seitensprosse, bei den Monokotylen wird gewöhnlich ein Vorblatt angenommen, welches auf der dem Muttersproß zugekehrten Seite des Tochtersprosses steht („adossiert" ist). Es kann aber kaum einem Zweifel unterliegen, daß auch bei manchen Monokotylen das Vorblatt aus zwei Blättern verwachsen ist[1]), bei anderen wird es, wie das Auftreten eines Achselsprosses von seiner Mediane zeigt, für ein Blatt „gerechnet". Mit der Stellung der Vorblätter hängt es offenbar zusammen, daß sie — abgesehen von Fällen, wo sie besonderen Leistungen angepaßt sind — meist nur geringe Größe erreichen und sehr einfach gestaltet sind, so daß man sie vielfach, selbst in neuerer Zeit[2])

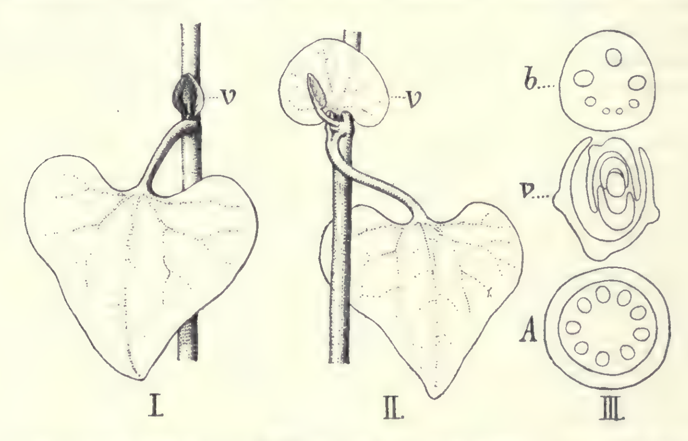


Fig. 381. Aristolochia elegans. *I, II* Blätter mit Achselsprossen, *v* deren Vorblatt, welches bei *I* den Achselsproß noch großenteils einschließt, *III* Querschnitt *A* Sproßachse, *b* Stützblatt.

mit Nebenblättern verwechselt hat, von denen sie aber durch ihren Ursprung sich ohne weiteres unterscheiden. Ihre Funktion ist aber wie die der letzteren meist die des Knospenschutzes. Einen einfachen Fall zeigt Fig. 381 von Aristolochia elegans. Hier ist nur ein Vorblatt vorhanden, es umfaßt zunächst die Knospe des Achselsprosses und unterscheidet sich von dessen späteren Blättern durch seine geringere Größe, die weniger intensiv grüne Färbung der Spreite und die fast vollständige Unterdrückung des Stieles, ein interessantes Beispiel der für manche Hochblätter oben hervorgehobenen Thatsache, daß an Blättern, deren Funktion namentlich die des Knospenschutzes ist, die Stielbildung unterdrückt wird. Man könnte das Vorblatt hier bei oberflächlicher Betrachtung mit einer Axillarstipel des Stützblattes verwechseln[3]). Wo zwei Vorblätter sich finden, sind sie ja schon durch ihre Stellung (sie füllen die Lücken zwischen der Sproßachse und dem Stiel des Tragblattes aus)

[1]) Vgl. z. B. GOEBEL, Über den Bau der Ährchen und Blüten einiger Cyperaceen. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, VII, p. 120 und Flora, 81. Bd., p. 28.

[2]) Vgl. LUBBOCK, a. a. O.

[3]) Bei den Aristolochia-Arten, bei denen die Achselknospen durch den Blattgrund des Tragblattes geschützt sind, fehlt auch die eigentümliche Ausbildung des Vorblattes.

in den ersten Stadien der Knospenentwicklung zum Schutze derselben besonders geeignet.

Bei überwinternden Knospen sind sie von anderen Knospenschuppen äußerlich meist nicht zu unterscheiden, zuweilen wird die ganze „Knospendecke“ allein von den Vorblättern geliefert, so bei den Salix-Arten, wo sie zu einer derben Schuppe miteinander „verwachsen“ sind. Bei anderen Pflanzen zeichnen sie sich aus durch ihre frühzeitige, der der übrigen Achselknospe vorauseilende Entwicklung, so bei Solanum tuberosum, wo die Vorblätter sehr unsymmetrisch sind, ihre hintere Hälfte ist kaum ausgebildet, und damit steht offenbar auch ihre gegen die Achse des Hauptsprosses hin gerichtete Biegung in Beziehung.

Von besonderen Funktionen angepaßten Vorblättern sei genannt das Flügelblatt der Lindeninflorescenz, welches die junge, bei der Entfaltung nach abwärts gebogene Inflorescenz zunächst schützend deckt und, dann herangewachsen, einen, freilich nicht sehr vollkommenen, Flugapparat für die Frucht darstellt, andererseits aber auch während der Fruchtreife eine physiologische Bedeutung hat, auf welche bei Besprechung der Fruchtbildung zurückzukommen sein wird.

Eine — bis jetzt übersehene — Rolle spielen die Vorblätter einiger Cyperus-Arten, z. B. die von Cyperus alternifolius. Sie dienen nämlich als Schwellkörper, welche bedingen, daß die Laubblätter nach der Entfaltung horizontal von der Achse abstehen. Dies ist am deutlichsten zu beobachten bei den nicht zur Blütebildung gelangenden Sprossen dieser Pflanze (Fig. 422). Man bemerkt in der Achsel der Laubblätter fleischige, nach oben zugespitzte Körper, welche das Blatt in seine horizontale Stellung gebracht haben. An der Bildung dieser Schwellkörper ist fast ausschließlich das fleischige Vorblatt des Achselsprosses beteiligt (vergl. den in Fig. 422 abgebildeten Querschnitt), auch die Basis der Laubblätter ist übrigens (was in der Abbildung nicht deutlich hervortritt) an beiden Enden etwas fleischig angeschwollen.

Die zu Ranken umgebildeten Vorblätter der Cucurbitaceen sollen zusammen mit der Rankenbildung überhaupt besprochen werden.

2) Niederblätter und Hochblätter.

a) Niederblätter. Die Bezeichnung Niederblätter (von C. SCHIMPER herrührend) bezieht sich zunächst auf die Blattbildung an unterirdischen Sprossen. Wir finden hier, wo die Blätter als Assimilationsorgane nicht in Betracht kommen können, sie wesentlich einfacher gestaltet als an oberirdischen Teilen, meist in Gestalt einfacher Schuppen, deren Funktion im Schutze des Vegetationspunktes besteht, bei manchen Pflanzen werden sie auch zur Aufbewahrung von Reservestoffen benützt, worauf in einem besonderen Abschnitt hinzuweisen sein wird. Mit diesen Blattbildungen stimmen nun ihrer Bildung und Funktion nach an oberirdischen Teilen diejenigen, die man als Knospenschuppen, Knospendecken oder Tegmente bezeichnet, so sehr überein, daß man auch sie mit demselben Namen bezeichnet hat, der insofern auch hier nicht ganz sinnlos ist, als diese Blattgebilde bei einem aufrecht wachsenden Sproß in der „niederen“ Region stehen, auf sie folgen erst die Laubblätter.

Daß die Niederblätter aus einer Umbildung von Laubblattanlagen hervorgehen, läßt sich mit aller Sicherheit nachweisen [1]) durch Entwick-

---

[1]) GOEBEL, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitschr., 1880, Vergl. Entw.-Gesch., p. 243 ff.

lungsgeschichte. Übergangsformen und das Experiment, es wurde deshalb auch die Niederblattbildung früher (p. 4) als einfaches Beispiel für die Umbildung einer Organanlage benutzt.

Diese Umbildung kann auf dreifache Weise vor sich gehen: entweder sie betrifft die ganze Blattanlage, die in toto unter mehr oder minder tiefgreifenden Umänderungen zum Niederblatt wird, oder die Spreite verkümmert, und die Nebenblätter bilden sich zu Knospenschuppen aus, oder das Niederblatt geht aus dem Blattgrund hervor, die Blattspreitenanlage verkümmert, der Blattstiel wird nicht gebildet.

A. Ein besonders lehrreiches Beispiel bietet Theophrasta pinnata [= Brownea erecta Hort.[1])], weil bei ihr die Niederblätter von den Laubblättern sehr wenig unterschieden sind. Erstere sind gefiedert, und dieselbe



Fig. 382. Theophrasta pinnata Jacq. (= Brownea erecta Hort.). Sproßende, verkl., mit Laubblättern und aufrechten gefiederten Niederblättern.

Gliederung weisen auch die Niederblätter auf, die aber, ehe sie die gewöhnliche Laubblattgröße erreichen und ehe sie sich ausbreiten, vertrocknen und so eine Hülle um die Knospe bilden. Der Schutz dieser

[1]) Nach dem Kew-Index.

Hülle ist allerdings kein sehr ausgiebiger: bei Pflanzen, deren Knospen mehr der Gefahr des Vertrocknens (und Erfrierens) ausgesetzt sind, finden wir den Knospenschutz auch entsprechend verstärkt. Es gehört hierher z. B. Syringa und einige andere Oleaceen, z. B. Ligustrum und Forsythia, man könnte auch Salix hierher rechnen, deren Knospendecken aus der „Verwachsung“ von zwei Vorblättern hervorgehen.

B. Auch hier giebt es Übergänge zu dem gewöhnlichen Verhalten. Bei Alnus wird der Schutz der Knospen gewöhnlich[1]) durch drei Schuppen gebildet, diese sind Nebenblätter (zwei dem äußersten Blatte der Knospe, eines dem zweiten angehörig). Die zugehörigen Laubblattanlagen sind wohlentwickelt und entfalten sich später. Bei Magnolia verhalten sich die einzelnen Arten verschieden. Die Knospen werden stets durch die Stipulae geschützt; bei Magn. fuscata verkümmert das zugehörige Blatt meist, gelegentlich findet man es entwickelt, bei anderen Arten, z. B. M. Campbelli[2]), M. Umbrella, gehören die Schutzstipeln einem funktionierenden Blatte an. Bei anderen Holzgewächsen, namentlich bei Quercus und Fagus, sollen nach den Angaben der beschreibenden Botanik zwar die Knospen von Stipelpaaren geschützt, aber die zugehörigen Laminaranlagen bei den äußeren nicht ausgebildet sein. Ich habe (vgl. Entwicklungsgesch., p. 244) darauf hingewiesen, daß dem die Entwicklungsgeschichte entgegenstehe, und daß in der That die Laminaranlage als kleines, ungestieltes Spitzchen zwischen den zwei zu ihr gehörigen Nebenblättern stehe (nur die beiden ersten Blätter der Knospe, die Vorblätter, sind einfache Gebilde). Dasselbe gab später BEIJERINCK an[3]), während E. SCHMIDT[4]) die Blattrudimente nicht finden konnte, wahrscheinlich weil sie zur Zeit der Untersuchung schon abgefallen waren. Ich finde auch neuerdings an Mikrotomschnittreihen meine alte Angabe bestätigt, wir sehen, daß es sich bei dieser Art von Knospenschuppen um eine Hemmung der Laubblattanlage und eine etwas abweichende Ausbildung der Nebenblätter handelt.

Analoge Vorgänge finden sich übrigens auch bei krautigen Pflanzen, so bei den unterirdisch wachsenden Sprossen von Humulus Lupulus.

C. Im Grunde nur wenig davon abweichend ist die dritte Kategorie der Niederblätter, betreffs deren ich die frühere Zusammenfassung (vgl. Entwicklungsgesch., p. 246 ff.) hier wiederhole.

Betrachtet man im Frühjahre eine austreibende Knospe von Acer Pseudoplatanus, so findet man als unterste Knospenschuppen kleine, von breitem Grunde nach oben verschmälerte und mit einem kleinen schwarzen Spitzchen (*L* Fig. 383 7 *A*) endigende Gebilde. Die derb-lederartigen Schuppen werden von sehr schwach entwickelten Gefäßbündeln durchzogen. Die weiter nach oben stehenden Knospenschuppen sind größer, saftig, und an ihrer Spitze findet man zuweilen eine kleine Blattlamina. Auch das schwarze Spitzchen der untersten Knospenschuppen erweist sich bei näherer

---

[1]) Gelegentlich befindet sich außerhalb derselben noch ein unentfaltet bleibendes Laubblatt.

[2]) HOOKER, Flora indica, p. 73.

[3]) Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Natuurk. Verh. der Koninkl. Akad., XXII, p. 17.

[4]) Ein Beitrag zur Kenntnis der Hochblätter. Auch LUBBOCK (On buds on stipules) hat die Blattrudimente nicht gefunden; er giebt z. B. bei der Eiche (p. 138) von den Stipeln an: „There are sometimes more than forty, or twenty pairs, before those containing the first leaf.“ Bei den vorhergehenden Paaren sind die Laminaranlagen eben frühzeitig verkümmert.

Untersuchung (Fig. 383 *7 B*) als eine verkümmerte Blattlamina, die der Knospenschuppe aufsitzt. Vergleicht man die in der Fig. 383 7 abgebildete Knospenschuppe mit einer jungen Laubblattanlage zur Zeit vor der Stielbildung, so springt die Übereinstimmung der beiden Gebilde in die Augen. Die Knospenschuppe stellt den Blattgrund dar, der hier nur beträchtlich stärker entwickelt ist als am Laubblatt, die Blattspreite verkümmert, sie hat schon zwei Seitenglieder angelegt, deren Entwicklung am Laubblatt in basipetaler Folge vor sich geht; würde die Laubblattanlage sich zu einem Laubblatt weiter entwickeln, so ginge die Anlegung der Seitenglieder der Blattlamina noch weiter und zwischen Spreite und Blattgrund würde durch Verlängerung der oberen Partie des letzteren der Blattstiel eingeschoben. Der Übergang von den Schuppenblättern zu den auf dieselben folgenden Laubblättern ist übrigens ein plötzlicher: auf das letzte große Schuppenblatt folgt direkt das erste Laubblatt.

Prunus Padus besitzt Blätter, die, wie dies in dem Verwandtschaftskreise der Rosaceen allgemein der Fall ist, mit Nebenblättern versehen sind. Diese sind hier aber nicht, wie irrigerweise behauptet wurde, an den Knospen zu Knospenschuppen ausgebildet, sondern die Knospenschuppen gehen auch hier aus dem Blattgrunde hervor. Interessant ist hier der allmähliche Übergang von den äußeren kleinen Knospenschuppen (den Seitenknospen) zu den inneren, größeren.

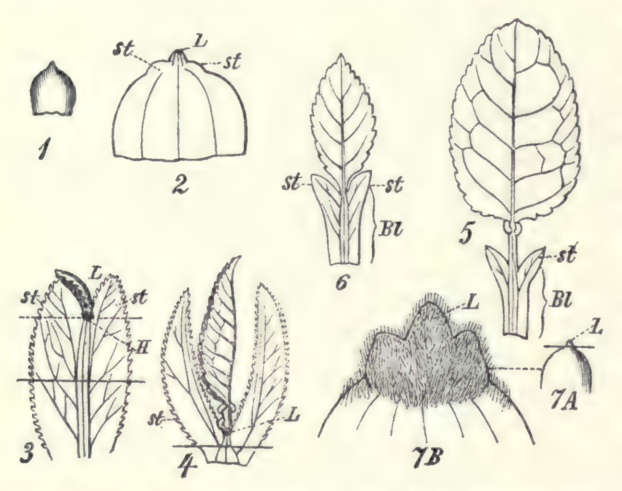


Fig. 383. *1—6* Prunus Padus. *1* und *2* Knospenschuppen, *2* schwach vergrößert. *L* verkümmernde Anlage der Blattspreite. *st* Anlagen der Stipulae, die auf dem erweiterten, zur Schuppe entwickelten Blattgrunde sitzen. *3* Eine der obersten Schuppen einer sich entfaltenden Knospe, die drei Gefäßbündel, welche den Blattgrund durchziehen, haben sich verzweigt. *st* Stipulae. *4* junges Laubblatt. *5*, *6* Mittelstufen zwischen Laubblättern und Knospenschuppen (betr. der Entstehung derselben s. den Text). *7* Knospenschuppe von Acer Pseudoplatanus. *L* die verkümmernde Spreitenanlage bei *A* in nat. Größe.

Die Mittellinie der Schuppen ist durchzogen von einem Strange gestreckter Zellen, der aber weder Gefäße noch Tracheiden enthält. Solche finden sich erst in den weiter oben stehenden Schuppen (z. B. Fig. 383 *3*) zuerst sehr klein und in geringer Anzahl, später mehr entwickelt. Und zwar sind es jetzt drei Stränge, ein medianer und zwei seitliche (Fig. 383 *2*), welche die Schuppe durchziehen. Dieselbe endet wie die von Acer in ein Spitzchen (*L*), welches die verkümmerte Laminaranlage darstellt. Bei Schuppen, wie die in Fig. 383 *2* abgebildete, findet man rechts und links von dieser verkümmerten Spreitenanlage eine Einkerbung (s. Fig. 383 *2*), die erste Andeutung der Stipulae. Diese finden sich bei den untersten Knospenschuppen noch nicht: die letzteren sind hervorgegangen aus der Umbildung von Laubblattanlagen, deren Blattgrund noch keine Nebenblätter angelegt hatte. Die weiter oben stehenden Blattanlagen dagegen

erleiden die Umbildung erst auf einem späteren Stadium, wo die Stipulae schon angelegt und mehr oder weniger weit entwickelt sind. Die Fig. 383 *3* stellt eine Knospenschuppe dar, bei welcher dies der Fall ist. Der Blattgrund, welcher die Knospenschuppe bildet, ist hier sehr entwickelt, von den drei ihn durchziehenden Gefäßbündeln gehen Äste in den erweiterten Blattgrund ab. Diese Äste finden sich in dem sehr wenig entwickelten Blattgrunde des Laubblattes nicht, eine Thatsache, die insofern von principiellem Interesse ist, als sie uns zeigt, daß das Auftreten von Gefäßbündeln in morphologischen Fragen immer ein sekundäres Moment ist. Wo ein Organ sich etwas umfangreicher entwickelt, da treten auch die entsprechenden Gefäßbündel in dasselbe ein, es wäre aber verfehlt, von der Gefäßbündelverteilung aus, wie dies vielfach geschehen ist, Rückschlüsse auf die Natur des betreffenden Organs machen zu wollen. In der Fig. 383 *4* ist zum Vergleich mit den Knospenschuppen ein junges Laubblatt abgebildet, dessen Stiel noch kurz ist. Auch hier treten vom Stamm in den Blattgrund drei Gefäßbündel ein, von denen jedes der beiden seitlichen einen Ast in die betreffende Stipula abgiebt, durch den Querstrich ist die betreffende Stelle in der Knospenschuppe angedeutet.

Bei solchen Holzgewächsen, welche Endknospen besitzen, ist der Übergang von den Laubblättern zu den Niederblättern (den Knospenschuppen) gewöhnlich kein unvermittelter. Bei der Roßkastanie z. B. ist die Lamina des letzten, der beschuppten Knospe vorausgehenden Blattes oft auf ein Teilblättchen und die Rudimente von zwei anderen reduziert, ähnlich bei Juglans regia[1]), den Acer-Arten etc. Auch bei Prunus Padus sind bei den ersten Knospenschuppen die Laminaranlagen größer, der Blattgrund kleiner als bei den folgenden. Ich erwähne hier diesen Umstand, weil er in gleicher Weise auch bei solchen Pflanzen vorkommt, die keine Knospenschuppen bilden, z. B. Lycopodium-Arten, Juniperus, Araucaria. Auch hier sind die gegen das Ende der Vegetationsperiode hin gebildeten Blätter kleiner und stimmen also insofern mit den Mittelformen zwischen Laubblättern und Knospenschuppen an den erwähnten Bäumen überein. Wir können uns vorstellen, daß ursprünglich alle Gewächse keine Knospenschuppen besaßen, sondern nur verkümmerte oder kümmerliche Laubblätter bei abnehmender Vegetationskraft hervorbrachten, und daß durch sehr einfache Wachstumsvorgänge aus diesen Verkümmerungsformen dann die Knospenschuppen entstanden. Thatsächlich haben wir einen derartigen Fall ja oben für Theophrasta pinnata kennen gelernt.

Daß die Knospenschuppen aus Laubblattanlagen hervorgegangen sind, läßt sich nicht nur auf vergleichend-entwicklungsgeschichtlichem Wege, wie das oben geschehen ist, nachweisen, sondern auch experimentell. Man kann nämlich die sonst im gewöhnlichen Verlaufe der Entwicklung zu Knospenschuppen werdenden Laubblattanlagen veranlassen, wirklich zu Laubblättern zu werden. Es geschieht dies, wenn man die für das nächste Jahr nach ihrer Bildung zum Austreiben bestimmten Knospen nötigt, schon in demselben Jahre auszutreiben und zwar zu einer Zeit, wo die Knospenschuppen noch in der Anlegung begriffen sind. Dies wird erreicht, indem man einen jungen Sproß entweder entgipfelt oder entlaubt. In beiden Fällen (betreffs der Einzelheiten vgl. a. a. O.) werden dadurch die Seitenknospen zum Austreiben veranlaßt und entwickeln nun keine Schuppenblätter, sondern Laubblätter mit vollständig entwickelter, wohlausgebildeter Blattspreite, Blattstiel und einem Blattgrunde, der ebenfalls vollständig mit dem der gewöhn-

[1]) Vgl. das Nähere bei GOEBEL, Bot. Zeitung 1880, p. 775.

lichen Laubblätter übereinstimmt. Es fehlt aber auch nicht an Mittelstufen zwischen Laub- und Niederblättern. Solche Mittelstufen sind in der Fig. 383 *5* und *6* dargestellt. Die der Fig. *6* zeichnet sich dadurch aus, daß sie einen erweiterten Blattgrund mit klein gebliebenen Nebenblättern (*st*), keinen Blattstiel und eine zwar nicht sehr große, aber doch ganz normal ausgebildete Blattspreite trägt. Fig. *5* dagegen nähert sich, wie ohne weitere Beschreibung erhellt, schon viel mehr einem normalen Laubblatt, von dem sie sich nur durch die stärkere Entwicklung des Blattgrundes unterscheidet. Diese beiden Blattbildungen wären bei ungestörter Vegetation zu kleinen Knospenschuppen, wie die in Fig. 383 *1* abgebildete, oben beschriebene, geworden. Sie sind veranlaßt worden, sich zu Laubblättern zu entwickeln, zu einer Zeit, wo die Laubblattanlage schon begonnen hatte, sich zur Knospenschuppe durch Erweiterung des Blattgrundes auszubilden, ein Verhältnis, das, wenn einmal vorhanden, nicht mehr rückgängig gemacht werden kann, sondern durch die verstärkte Stoffzufuhr, welche das Austreiben der Knospe veranlaßt, zunächst noch gesteigert wird. So ist es bei dem in Fig. *6* abgebildeten Blatte, wo der Blattgrund ganz übereinstimmt mit der Knospenschuppe Fig. *3*, obwohl letztere eine der obersten Knospenschuppen einer normal austreibenden Knospe, letztere aber das unterste Blatt einer künstlich zum Austreiben veranlaßten Knospe ist. Die Gestaltungsursachen dürfen wir wohl in beiden Fällen als dieselben betrachten. Die ersten Knospenschuppen werden schon sehr früh angelegt, zu einer Zeit (Anfang April), wo die Reservestoffe der Hauptsache nach wohl als Material für die Wachstumsvorgänge, welche beim Austreiben der im vorigen Jahre schon vollständig angelegten Knospen stattfinden, aufgebraucht sind. Die später entstandenen Knospenschuppen und die von ihnen umhüllten Laubblätter werden zu einer Zeit angelegt, wo die entfalteten Laubblätter des betreffenden Sprosses schon in Assimilationsthätigkeit gewesen sind. Selbstverständlich ist dieser Umstand nur ein Moment, der bei Untersuchung der hier stattfindenden Gestaltungsverhältnisse zu berücksichtigen ist, nicht aber eine Erklärung für dieselben. Was hier für Prunus Padus geschildert wurde, gilt auch für andere untersuchte Pflanzen, z. B. Aesculus, Acer, auch für die, deren Knospenschuppen aus Stipulis verkümmerter Laubblätter gebildet werden, wie Quercus, Fagus u. a. Auch bei Monokotylen finden wir vielfach Niederblätter und Übergangsstufen von den Laubblättern zu diesen. Wir sehen an diesen Übergangsstufen die Lamina reduziert, den Blattgrund (resp. die Scheide) entwickelt (sehr stark z. B. bei den Hauptsprossen der Bambusen, welche einem Riesenspargel ähnlich über die Erde treten und zunächst nur Niederblätter hervorbringen). In manchen Fällen fehlt die Spreite vollständig, das Niederblatt hat sich, ehe überhaupt eine Differenzierung von Spreite und Scheide eintrat, scheidenähnlich entwickelt. Darauf wird bei Besprechung der Hochblätter zurückzukommen sein, denn diese entstehen, wie gezeigt werden soll, ganz ebenso wie die Niederblätter, beide unterscheiden sich voneinander äußerlich nur durch den Ort des Vorkommens.

b) Hochblätter.

Die Bezeichnung als Hochblätter rührt, wie erwähnt, zuerst von K. SCHIMPER her. Ursprünglich[1]) unterschied er außer den Laubblättern die untere und die obere Scheidenformation (bei welcher die Blattspreite verschwunden sei); später[2]) nannte er die letztere „Hoch-

[1]) Beschreibung des Symphytum Zeyheri, p. 44.
[2]) Vgl. das Citat bei WYDLER, Bot. Zeitung, 1844, p. 626.

blätter“. Der Ausdruck bürgerte sich namentlich durch A. BRAUN ein, welcher folgende Schilderung der Hochblätter giebt [1]): „Zu der Formation der Hochblätter gehören die Hüllblätter und gemeinsamen Kelche der Blütenstände, die Brakteen und Brakteolen (= Vorblätter), Spelzen und Spreublätter, welche die Blüten begleiten. Sie sind den Niederblättern ähnlich, indem die Stiel- und Spreitenbildung, sowie die grüne Farbe mehr oder weniger, meist vollständig verschwinden. Sie unterscheiden sich von den Niederblättern hauptsächlich durch Schmalheit der Basis, zarteren Bau, schnelle Bildung und schnelles Ableben.“ Diese Darlegung paßt nicht auf eine große Anzahl hierher gehöriger Bildungen. Sie läßt außerdem, ebenso wie dies, durch die auf Begriffskonstruktionen, nicht auf den thatsächlichen Entwicklungsvorgängen fußende Richtung der idealistischen Morphologie bedingt war, bei den Niederblättern geschah, die Beziehungen der Hochblätter zu den Laubblättern ganz außer Betracht. Ich habe nachgewiesen [2]), daß die Hochblätter ebenso wie die Niederblätter aus Laubblattanlagen hervorgehen, und daß sie auf verschiedene Weise zustande kommen können, wofür unten Beispiele angeführt werden sollen. Die Einwendungen, die E. SCHMIDT [3]) — der im übrigen auf meinen früheren Untersuchungen und Darstellungen fußt — gegen einzelne Punkte meiner Auffassung erhoben hat, sind nur formaler Natur, sie sollen im folgenden kurz berührt werden.

Man kann sich fragen, ob es zweckmäßig ist, die SCHIMPER'sche Bezeichnung noch beizubehalten. Denn es handelt sich um Blätter, die nur das gemeinsam haben, daß sie in der Blütenregion vorkommen, ihrer Leistung nach aber haben sie recht verschiedene Bedeutung. Vielfach dienen sie noch als Assimilationsorgane, meist sind sie Schutzorgane für die Blütenknospen oder Inflorescenzen, nicht selten auch Schauapparate oder beides zugleich, zuweilen treten sie in den Dienst der Samen- resp. Fruchtverbreitung (Tilia), vielfach sind sie auch stark rückgebildet oder ganz verkümmert. Immerhin erscheint es zweckmäßig, für die in der Blütenregion vorkommenden, den Blüten selbst nicht angehörenden Blattgebilde einen Sammelnamen zu haben, wenn er auch nur das eine Moment — das des Vorkommens — hervorhebt. Auch ist es wahrscheinlich, daß zwischen der Blütenbildung und der von der typischen Laubblattform abweichenden Gestaltung der Hochblätter vielfach ein korrelativer Zusammenhang besteht, wie daraus geschlossen werden kann, daß öfters — freilich nicht immer — wenn Inflorescenzen vegetativ weiter wachsen, wieder die gewöhnliche Laubblattform auftritt. Die Gestaltung der Hochblätter würde somit durch den Ort ihres Vorkommens kausal bedingt und der Name auch aus diesem Grunde ein bezeichnender sein. — Die kausalen Beziehungen sind uns hier wie in den meisten anderen Fällen freilich vorläufig noch ganz dunkel. Dagegen können wir andere Fragen beantworten. Nämlich 1) wie entstehen die Hochblätter, gilt auch für sie das Gesetz, daß der Entwicklungsgang aller Blätter einer Pflanze ursprünglich derselbe ist (aber auf verschiedenen Entwicklungsstufen Ab-

---

[1]) Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, p. 67.

[2]) Bot. Zeitung 1880. Vgl. Entwicklungsgesch., p. 250.

[3]) Ein Beitrag zur Kenntnis der Hochblätter, Wissensch. Beilage zum Programm der Friedrichs-Werder'schen Oberrealschule zu Berlin, Ostern 1889. SCHMIDT geht von der Annahme aus, daß ich die Differenzierung des Primordialblattes in Blattgrund und Oberblatt für eine allgemeine Erscheinung erklärt habe. Dies ist irrtümlich. (Vgl. Entwicklungsgesch., p. 215.) Ich habe darauf hingewiesen, daß bei ungegliederten Blättern auch die Entwicklung eine vereinfachte ist.

lenkungen erfahren kann)? 2) In welcher Beziehung stehen bei ihnen Gestalt und Funktion?

Hier ist zunächst hervorzuheben, daß einerseits sanft abgestufte Übergänge zwischen Laubblättern und Hochblättern bei vielen Pflanzen sich finden, also irgendwelche scharfe Grenze zwischen Laubblättern und Hochblättern vielfach auch da nicht zu ziehen ist, wo die eigentlichen Hochblätter von den Laubblättern sehr abweichen, andererseits die Verschiedenheit zwischen Laubblättern und Hochblättern einen sehr verschieden großen Betrag erreicht, der fast auf Null sinken kann. Dies wird um so mehr der Fall sein, je weniger gegliedert die typischen Blätter selbst sind. Bei Epilobium parvifolium und Edrajanthus Pumilio (einer Campanulacee mit linealen Blättern) unterscheiden sich die Hochblätter von den Laubblättern sehr wenig, sie sind etwas kleiner als diese und die weiter oben stehenden, welche die Blüten im Knospenzustande zu schützen haben, erhalten einen etwas breiteren Blattgrund. Auch bei vielen Monokotylen, z. B. Cypripedium Calceolus, unterscheiden sich die Deckblätter der Blüten von den Laubblättern nur dadurch, daß sie kürzer und schmäler sind. Indes kommen auch schon bei einfachen Blattformen in der Hochblattregion tiefergreifende Umbildungen vor. Als Beispiel diene Rhinanthus major. An den Laubblättern dieser Pflanze ist eine Verschiedenheit zwischen Blattgrund und Spreite äußerlich nicht wahrnehmbar, trotzdem ist eine solche vorhanden und zwar im Leitbündelverlauf. Es treten drei Leitbündel in das Blatt ein. Das mittlere verläuft als starker Mittelnerv, von dem aus Seitennerven in die Buchten zwischen den Blattzähnen abgehen (Fig. 384 *I*). Die beiden seitlichen Bündel gelangen nur in das untere Drittel des Laubblattes, biegen gegen eine Randbucht aus (*a* Fig. 384) und geben nach außen Zweige für die anderen Randbuchten ab. Bezeichnen wir den oberen (über *a* gelegenen) Teil des Blattes als Spreite (obwohl er von dem unteren nur durch das oben angegebene Merkmal verschieden ist), den unteren als Scheide, so sehen wir nach der Blütenregion hin die Spreite sich verkürzen, die Scheide breiter werden (Fig. 384 *II*, *III*), wodurch sie, wie kaum bemerkt zu werden braucht, zum Schutze der Blütenknospen besser befähigt wird. In Fig. 384 *IV* u. *V* nimmt die Spreite nur noch einen kleinen Teil (etwa $^1/_5 - ^1/_6$) der Gesamtlänge des Blattes ein; die Scheide, die zugleich als Schauapparat dient, erhält eine weißliche Färbung und die Spreite erscheint zuletzt nur noch als eine kleine, grün gefärbte Spitze.

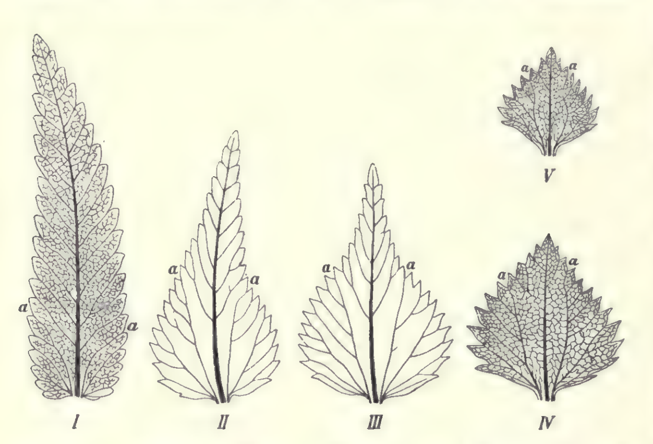


Fig. 384. Rhinanthus major. Übergang vom Laubblatt (*I*) zum Hochblatt (*V*). *a* bezeichnet immer die obere Grenze des Blattgrundes.

An Pflanzen mit gestielten und verzweigten (gegliederten) Blättern sehen wir bei der Hochblattbildung meist folgende Verschiedenheiten gegenüber den Laubblättern:

α) Verringerung und schließlich Verschwinden des Blattstieles. Dies ist teleologisch leicht verständlich, denn erstens sind die Hochblätter schon dadurch, daß sie in der oberen Sproßregion stehen, meist über die anderen emporgehoben, zweitens kommt hier durch die sogleich zu erwähnende Verringerung der Blattfläche weder die mechanische Bedeutung des Blattstieles noch die für Erreichung einer günstigen Lichtlage so in Betracht wie beim typischen Laubblatt; drittens kann durch das Unterbleiben der Blattstielausbildung die Blattspreite leichter als Schutz für die Achselknospe mit benutzt werden.

β) Verminderung der Blattfläche und im Zusammenhang damit auch meist Vereinfachung ihrer Gliederung. Die Assimilationsarbeit kommt hier wenig oder gar nicht mehr in Betracht.

γ) Verbreiterung und oft Verlängerung des Blattgrundes, dessen schützende Funktion hier in erhöhtem Maße in Anspruch genommen wird.

Im übrigen finden wir, wie ich früher nachwies, bei den Hochblättern dieselben verschiedenen Vorgänge wie bei der Niederblattbildung. Nämlich 1) die Hochblätter bestehen aus Nebenblättern, deren zugehörige Blattspreite verkümmert ist. Solche finden sich z. B. an den Infloreseenzen von Humulus Lupulus. Die Blätter, in deren Achseln die weiblichen Blütenkätzchen stehen, zeigen von unten nach oben eine allmähliche Abnahme der Blattspreite, bis dieselbe im oberen Inflorescenzteile so früh verkümmert, daß sie scheinbar gar nicht mehr vorhanden ist. Man kann sie aber künstlich (z. B. durch Entblätterung der Sprosse) zur Entfaltung bringen, und gelegentlich gelangt sie auch ohne äußere Eingriffe zur Weiterentwicklung, was deshalb leicht verständlich ist, da ihre Anlage[1]) zwischen den Nebenblättern stets nachzuweisen ist. — Ein entsprechender Fall ist mir sonst nur noch von den Inflorescenzen von Amicia Zygomeris bekannt, wo die eigentlichen Blütendeckblätter gleichfalls verkümmert, ihre Nebenblätter als Schutzorgane entwickelt sind.

2) Die Hochblätter gehen hervor aus Umbildung der Blattspreite resp. (bei Blättern mit nicht ausgesprochener Differenz von Blattspreite und -Scheide) der ganzen Blattanlage. Dahin gehören die oben erwähnten Fälle, in denen die Hochblätter von den Laubblättern nur wenig verschieden sind. Bei Caltha palustris z. B. ist bei den Hochblättern der Stiel zunächst kürzer als bei den Laubblättern, und fehlt bei höher stehenden Hochblättern ganz. Abgesehen davon, daß auch die Spreite kleiner ist, als die der Laubblätter, stimmen aber die Hochblätter mit diesen überein. Von einer solchen Vereinfachung aus finden sich alle Übergänge bis zu deutlicher Hochblattbildung. Bei Epilobium angustifolium z. B. stehen die untersten Blüten der Inflorescenz in der Achsel eines gewöhnlichen Laubblattes. Je höher man nach oben geht, desto kleiner werden die Deckblätter, ihre Breite sinkt auf etwa $^1/_2$ mm, sie bestehen nur noch aus einem Mittelnerv und einem schmalen grünen Saume zu jeder Seite desselben. Bei der derselben Familie angehörigen Circaea intermedia haben alle Brakteen die Gestalt winziger Schüppchen,

[1]) Wie auch spätere Autoren bestätigt haben.

die kein Leitbündel mehr besitzen ein Übergang zu der unten zu erwähnenden vollständigen Verkümmerung der Hochblätter, es handelt sich bei der Entstehung der Hochblätter um eine Hemmung in der Entwicklung der Laubblattanlagen, die verschieden weit, bis zum vollständigen Verschwinden gehen kann, und mit einer Vereinfachung der Blattgestalt beginnt. Bei einigen Pflanzen findet sich dabei eine Eigentümlichkeit, deren etwaige biologische Bedeutung mir bis jetzt zweifelhaft geblieben ist: die Hochblätter (wenigstens ein Teil derselben) sind verhältnismäßig mehr zerteilt als die Laubblätter, während gewöhnlich das Umgekehrte statthat. So bei Ranunculus acer, Saxifraga rotundifolia, Heuchera Menziesii u. a. Wir finden hier die bekannten Faktoren der Hochblattbildung: Verkürzung, resp. Nichtausbildung des Blattstiels, Verkleinerung der Blattfläche und dazu tiefere Teilung der Blattfläche. Die verursachenden Momente für diese abweichende Gestaltung sind unbekannt, aber eine funktionelle sowie eine entwicklungsgeschichtliche Beziehung scheint mir vorhanden zu sein. Soweit ich die Verhältnisse kenne, kommen solche geteilte Hochblätter meist vor bei reichblütigen Inflorescenzen, die auch im Knospenstadium schon ziemlich gestreckte Gestalt haben. Die langen Zipfel der unteren Hochblätter liegen der Inflorescenz außen an, und bilden so eine Hülle um dieselbe, die ähnlich einer solchen ist, die aus zahlreichen schmalen, getrennten Hochblättern (etwa wie beim Involucrum der Kompositen) gebildet ist. Die Bildung dieser Zipfel aber stimmt mit der Auffassung der Hochblätter als Hemmungsbildungen der Laubblätter dann überein, wenn auch bei der Entwicklung der letzteren die Bildung der Zipfel der Entwicklung der Spreite vorauseilt. Solche Fälle haben wir früher kennen gelernt. Wenn das junge Blatt von Benincasa cerifera, welches in Fig. 329 *I* abgebildet ist, auf dieser Entwicklungsstufe stehen bliebe (unter Streckung der drei

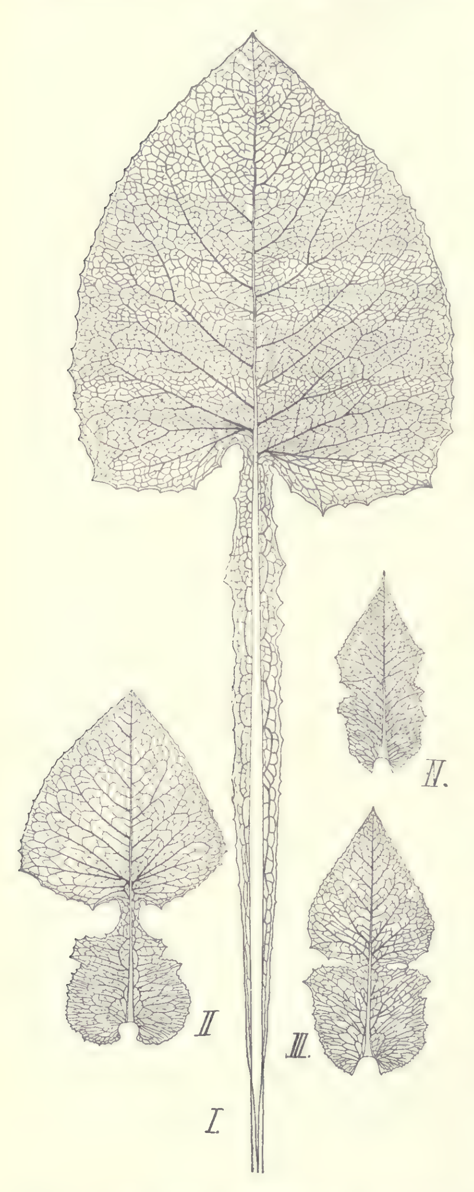


Fig. 385. Mulgedium macrophyllum, Übergang vom Laubblatt *I* zum Hochblatt *IV* (verkleinert).

oberen Blattzipfel) und Nichtweiterentwicklung der Spreite, so würden wir ein tief „geteiltes“ Hochblatt erhalten, das scheinbar von dem Laubblatt weit abweichen würde und doch nur ein Hemmungsprodukt derselben wäre. Ob dies für alle Fälle von Hochblättern zutrifft, welche tiefer geteilt sind als die Laubblätter derselben Pflanze, bedarf weiterer Untersuchung, bei Heuchera Menziesii stimmt die Blattentwicklung mit dem oben theoretisch abgeleiteten Satze überein; es werden bei den Hochblättern weniger Zipfel angelegt als bei den Laubblättern, diese erfahren aber eine entsprechende Vergrößerung, namentlich Verlängerung.

3) Die Hochblätter gehen zum überwiegenden Teile aus dem Blattgrund hervor, die Gliederung der Blattanlage in Blattgrund und „Oberblatt“ wird allmählich aufgegeben und schließlich die Blattanlage, ohne daß es zur Ausgliederung einer Blattspreite käme, scheidenähnlich ausgebildet. Es entspricht dies dem für die Niederblattbildung angeführten, und es liegt in der Natur der Sache, daß dieser Vorgang sich vor allem bei Pflanzen mit wohlentwickeltem Blattgrund finden wird, indes haben wir oben schon an Rhinanthus ein analoges Beispiel auch bei äußerlich sehr wenig differenzierten Blättern kennen gelernt. Es wird lehrreich für die Beantwortung der beiden oben aufgeworfenen Fragen sein, wenn noch einige andere Beispiele von höher gegliederten Blättern angeführt werden.

Mulgedium macrophyllum (Fig. 385 *I*) zeigt zunächst ein Laubblatt (verkleinert), dessen Spreite deutlich vom Blattstiel gesondert ist, letzterer ist in seinem oberen Teile „geflügelt“. *II* ist ein der unteren Hochblattregion angehöriges Blatt, der Blattstiel ist kaum angedeutet, dagegen der Blattgrund bedeutend vergrößert, entsprechend seiner Aufgabe eine Inflorescenzknospe (die bedeutend dicker ist, als eine gewöhnliche Laubknospe) schützend zu umhüllen. In *III* ist die Grenze zwischen Blattspreite und Blattgrund noch durch eine tiefe Einschnürung kenntlich, ein Blattstiel hat sich nicht mehr ausgebildet, und in *IV* ist die Grenze zwischen Spreite und Blattgrund kaum mehr angedeutet, bei noch höher stehenden Blättern verschwindet sie ganz. Diese Umbildung ist aus der Entwicklungsgeschichte des Blattes leicht verständlich, alle diese Blattformen stimmen in ihrer Anlage überein, die Hochblätter entstehen durch eine auf früherem oder späterem Stadium erfolgende Hemmung der Laubblattanlagen, mit Vergrößerung des Blattgrundes.

Ganz ähnlich verhält sich auch Astrantia major (Fig. 386), wenn wir von der Region der gestielten Laubblätter nach oben gehen, sehen wir, wie zunächst den Blattstiel und die Blattfläche kleiner werden. Der Blattstiel verschwindet, die Lamina sitzt dem erweiterten Blattgrund unmittelbar auf (Fig. 386 *I*). Der scheidige Blattgrund erhält zunächst am Rande eine weißliche Färbung, die Gliederung der Lamina tritt mehr und mehr zurück (*II*, *III*); die weiße Färbung des Blattgrundes wird nach oben hin auffallender, die Lamina kann man nur noch andeutungsweise daran erkennen, daß das sonst ganz ungegliederte Hochblatt eine dunkler grüne Spitze hat (*IV*). Daß die das „Involucrum“ bildenden Hochblätter (*VI*) im Gegensatz zu den vorhergehenden eine schmale Basis haben, hängt offenbar mit der ringförmigen Anordnung der Involukralblätter zusammen: hier wird die schützende Funktion von zahlreichen kleinen, sonst von einzelnen, verhältnismäßig großen Blättern übernommen.

Die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge, welche zur Bildung der Hochblätter führen, sind ebenso wie bei den Niederblättern aus der Entwicklung der Laubblätter ohne weiteres verständlich, brauchen hier also nicht im einzelnen auseinandergesetzt zu werden. Wir sehen, daß es sich um eine äußerlich vielfach auch durch die Übergangformen angedeutete Umbildung der Laubblattanlagen handelt, welche bald früher, bald später, zuweilen vor Auftreten jeglicher Differenzierung der Blattanlage eintreten kann, wir erhalten dann scheidenähnliche Gebilde ohne jede Andeutung einer Spreite. Daß es sich um mit den Blattscheiden übereinstimmende Gebilde handelt, das zeigt die ganze Beschaffenheit, namentlich vielfach auch der Leitbündelverlauf und der Vergleich mit den Über-

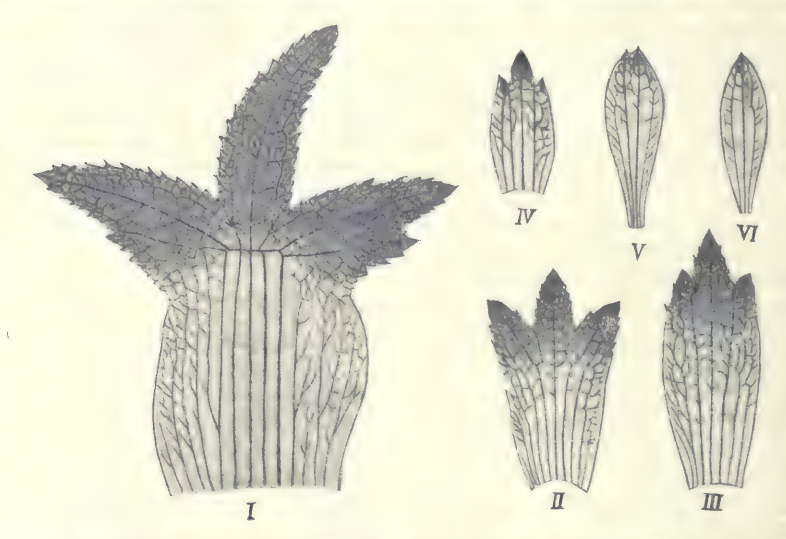


Fig. 386. Hochblätter von Astrantia major, die chlorophyllhaltigen Teile durch dunklere Tönung angedeutet.

gangsformen. Der Leitbündelverlauf bei dikotylen Hochblättern erinnert vielfach an den monokotyler Blätter (vergl. Fig. 386 *III*). Daß der ganzen noch ungegliederten Blattanlage die Ausbildung aufgeprägt werden kann, die sonst nur einem Teile zukommt, kann uns kaum verwundern, namentlich dann nicht, wenn wir die SACHS'schen Anschauungen über „Stoff und Form" annehmen. Dann beruht die Verschiedenheit von Spreite und Scheide auf bestimmten stofflichen Vorgängen, auf dem Auftreten bestimmter „Wuchsenzyme" oder wie man die uns unbekannten organbildenden Stoffe sonst noch nennen mag. Nennen wir das für die Spreitenbildung notwendige x, das für die Scheide (den Blattgrund) y, so sehen wir in der Blattanlage beim Laubblatt x + y auftreten, auch in vielen Hochblättern, in manchen aber nur y allein Dahin gehören, wir hier noch bemerkt sein mag, auch die Hochblätter mancher Monokotylen, wie auch hier schon die Übergänge andeuten. Bei Carludovica plicata sind die Blütenkolben von einer Anzahl Hochblätter umgeben. In einem untersuchten Falle hatte das äußerste derselben noch eine deutliche Spreite, die zwar kleiner war, als die der Laubblätter, aber noch einen Stiel besaß, der gleichfalls kürzer war als der der Laubblätter. Das folgende Blatt zeigte keinen Blattstiel mehr,

aber noch ein Spreitenrudiment mit der für die Gattung charakteristischen Faltung. Beim dritten war die Spreite noch mehr reduziert und schließlich fanden sich nur noch Scheiden ohne erkennbaren Spreitenteil. Ebendahin gehören auch die Paleae und Glumae der Gräser, die Granne, die hier bei manchen sich findet, wird schon lange mit Recht als rudimentäre Spreite gedeutet.

So viel über die erste der oben aufgeworfenen Fragen. Was die zweite anbelangt, so ist sie im wesentlichen auch schon beantwortet, denn es wurde oben an verschiedenen Stellen hervorgehoben, daß zwischen Gestalt und Funktion der Hochblätter meist leicht ersichtliche Beziehungen bestehen, wie denn schon die Entwicklung des Blattgrundes, der auch sonst zum Knospenschutz zu dienen pflegt, direkt auf die Hauptfunktion der Hochblätter hinweist. Die gilt auch für die Verkümmerung der Hochblätter[1]). Beschränken wir uns auf die Deckblätter, so kann man sagen, daß es sich wohl überall da, wo diese verkümmert sind handelt um Blüten, die anderweit hinreichend geschützt sind, sei es durch dichtgedrängte Stellung, sei es durch besondere Schutzvorrichtungen. Es braucht nur erinnert zu werden an das Verhalten der meisten Cruciferen, das vieler Umbelliferen und Compositen, in welchen die Deckblätter der Blüten verkümmern, weil die ganze Inflorescenz anderweitig im Knospenzustand geschützt ist, sei es durch besondere Hochblatthülle, die Scheidenteile von Laubblättern oder auf andere Weise.

Eine eigentümliche Erscheinung weisen manche verkümmernde Hochblätter darin auf, daß sie sich teilen. Ich habe auf derartige Fälle früher hingewiesen. (Vergl. Entw.-Gech., p. 299.) Einige Beispiele seien angeführt. Die Grasährchen sind von zwei Hüllspelzen umhüllt. Bei Lolium sind diese, wie früher erwähnt (p. 49), auch bei den freistehenden Endährchen entwickelt, bei den Seitenährchen, welche mit einer Seite einer Aushöhlung der Inflorescenzachse anliegen, fehlt die dieser zugekehrte, als Schutzorgan überflüssig gewordene untere Gluma. Man findet sie aber bei Lol. temulentum in zahlreichen Fällen (namentlich bei den unteren Blüten der Inflorescenz) noch entwickelt. Selten als ganzes Blatt, meist war sie ersetzt durch zwei kleine, durch einen breiten Zwischenraum voneinander getrennte Blättchen, die durch Übergänge (Spelzen mit tiefem Einschnitt) mit den ungeteilten verbunden sind. Ähnliches wurde für die Inflorescenzachsen von Typha nachgewiesen und findet sich auch bei Compositen. So bei Xeranthemum macrophyllum[2]). Die Blätter der Hochblatthülle des Blütenstandes gehen hier (wie in anderen Fällen) ganz allmählich in die Deckblätter der Blüten über. Die äußeren Deckblätter sind ungeteilt, die weiter nach innen stehenden zeigen Neigung, sich in zwei zu teilen, manche sind bis zur Hälfte, andere bis zum Grunde geteilt, so daß zwei anscheinend völlig selbständige Blättchen vor jeder Blüte stehen. Auch diese können sich weiter teilen und statt eines Deckblattes findet sich dann eine Anzahl schmal linearer, bisweilen fast borstenähnlicher Blattzipfel.

Wir haben hier aber, wie mir scheint, schon den Beginn einer Neubildung vor uns. An Stelle der verkümmernden Hochblätter treten

---

[1]) Vergl. die Zusammenstellung bei C. Th. NAUHAUS, Die Verkümmerung der Hochblätter, Dissert. Göttingen, 1870.

[2]) Vgl. WARMING, Die Blüte der Kompositen. Bonn 1876. (Bot. Abhandl., herausgeg. von HANSTEIN, 3. Bd., 2. Heft.

Borsten (welche später als Widerlager für den sich ausbreitenden Pappus dienen und so das Herausheben der Früchte erleichtern), wie sie bei anderen Cynareen (Cirsium, Carduus, Centaurea) in größter Zahl und ohne Übergänge zu Deckblättern den Blütenboden bedecken. Ich stelle mir den Vorgang so vor: In den verkümmernden Hochblättern ist ein einheitliches Wachstum, gewissermaßen eine Disciplin unter den Zellen nicht mehr vorhanden. So wachsen einzelne Teile aus, es kann dies schon sehr früh geschehen, schon an der Sproßachse selbst können einzelne Zellgruppen statt der ganzen Hochblattanlage aussprossen. Wenn wir aber statt einzelner Hochblattteile „Spreuborsten“ sehen, so ist damit eine qualitative Veränderung eingetreten, welche mit einer Umbildung der einzelnen Hochblattteile begonnen haben mag. Aber ich sehe keinen Grund auch dann, wenn von dem Hochblatte nichts mehr vorhanden ist, seinen Geist gewissermaßen über (oder vielmehr unter) den Spreuschuppen schweben zu lassen, es als „der Idee nach“ noch vorhanden anzunehmen, indem diese „Idee“ etwa noch in der Achse steckt und nur die Spreuschuppen hervorschauen läßt. Derartige „Ideen“ aber findet man in der botanischen Litteratur auch der neuesten Zeit vor!

3) Speicherblätter. Die Funktion, Reservestoffe aufzuspeichern, kann mit der gewöhnlichen Laubblattfunktion verbunden sein, so bei den Blättern der „Blattsukkulenten“, wo in den Laubblättern Wasser als Reservestoff gespeichert wird. Auch bei anderen Reservestoffen kann derselbe Fall eintreten: Androsace sarmentosa (Fig. 428) bildet gegen Ende der Vegetationsperiode Blattrosetten, deren einzelne Blätter dicker und kürzer sind als die Laubblätter der aktiven Vegetationsperiode, ähnlich verhält sich Pinguicula caudata u. a. (welche grüne, oberirdische Zwiebeln bildet), und auch bei den Winterknospen der Utricularien und Myriophyllen spielt sich im Grunde derselbe Vorgang ab. Diese Blätter kommen als Assimilationsorgane immerhin wenig in Betracht und entwickeln sich beim Austreiben der Knospen auch nicht weiter, sondern geben ihre Reservestoffe an die neuen Triebe ab. Indes können die beiden Funktionen, Assimilation und Speicherung, auch zeitlich getrennt von einem Blatte übernommen werden. Am Rhizom von Dicentra Cucullaria[1]) z. B. finden sich knollige Bildungen. Diese sind die zu Reservestoffbehältern angeschwollenen Basalteile von Blättern und zwar findet die Umbildung teils an der Basis gewöhnlicher Laubblätter statt, teils solcher, deren Spreitenanlage verkümmert und die wir dementsprechend als Reservestoffe führende Niederblätter betrachten können. Es liegt hier einer der p. 6 und (für Ox. rusciformis) p. 548 erwähnten Fälle vor, daß die Funktionsänderung und dementsprechend auch die Gestaltsänderung (Umbildung) bald auf einer verhältnismäßig späten, bald auf einer frühen Entwicklungsstufe erfolgen kann. Solche Fälle finden wir auch bei Monokotylen, denn die äußeren Schuppenblätter einer Zwiebel von Lilium candidum z. B. sind die Basalteile von Laubblättern, deren Lamina abgefallen ist, die inneren sind „Niederblätter“, wie sie auch sonst meist die Zwiebeln zusammensetzen, Blattgebilde also, bei denen die Umbildung viel früher vor sich ging.

Auf die verschiedene Ausbildung der in organographischer Beziehung meist sehr einfachen Speicherblätter hier näher einzugehen, liegt kein Grund vor. Doch sei ein Fall, der von besonderem Interesse ist und deshalb oft beschrieben wurde, hier angeführt.

---

[1]) Vgl. HOLMES in Bulletin Torrey bot. club, Vol. XVIII, p. 5.

Lathraea squamaria ist ein — von den Inflorescenzen abgesehen — unterirdisch lebender Wurzelparasit, dessen Rhizome mit dickfleischigen, dekussiert stehenden Schuppen besetzt sind. Diese dienen als Reservestoffbehälter. Sie haben einen sehr eigentümlichen Bau [1]). Äußerlich betrachtet, stellen sie zwar scheinbar einfache Schuppen dar, in Wirklichkeit ist der Rand der Schuppen gar nicht der Blattrand und ihre Spitze gar nicht die Blattspitze, vielmehr ist die Blattoberseite nach unten umgebogen, so daß eine Höhlung

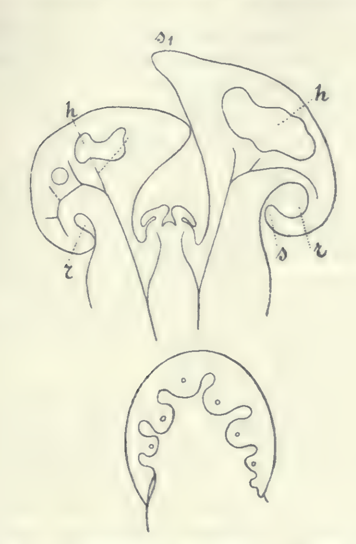


Fig. 387. Lathraea spuamaria. Oben Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses. *s* die eingekrümmte Blattspitze, *r* die Eingangsöffnung zu den Blatthöhlen *h*. Unten ein Flächenschnitt durch ein junges Blatt, welcher zeigt, daß die Höhlen als Vertiefungen entstehen. Vergr.



Fig. 388. Tozzia alpina. Ein Schuppenblatt des Rhizoms, links von oben, rechts von unten, um die Einfaltung des Blattrandes zu zeigen.

entsteht, welche nur durch eine enge Spalte an ihrer Basis mit der Außenwelt in Verbindung steht, und von welcher aus verschiedene kanalartige Einsenkungen tiefer in das fleischige Blattgewebe eindringen. Einfacher sind die Schuppenblätter gebaut bei der verwandten Gattung Tozzia, die außerdem aber auch Laubblätter besitzt. Die Schuppenblätter derselben sind deshalb von Interesse, weil sie den Bau derjenigen von Lathraea gewissermaßen in rudimen-

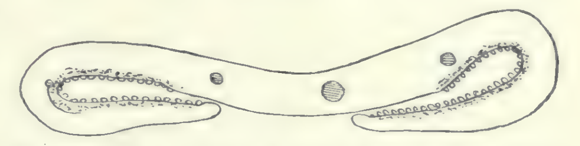
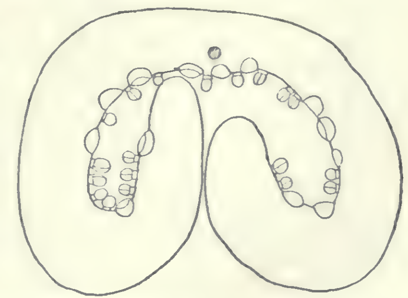


Fig. 389 *A*. Tozzia alpina. Querschnitt durch ein Schuppenblatt. Nur in dem von den eingeschlagenen Rändern bedeckten Blattteile finden sich (wasserabsondernde) Drüsen.



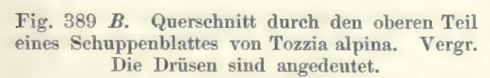


Fig. 389 *B*. Querschnitt durch den oberen Teil eines Schuppenblattes von Tozzia alpina. Vergr. Die Drüsen sind angedeutet.

[1]) Er ist außerordentlich oft beschrieben worden, ich verzichte aber, da es sich um eine weit verbreitete Pflanze handelt, auf die Anführung der Litteratur; es sei nur erwähnt, daß die Morphologie des Lathraeablattes wohl zuerst von IRMISCH (Morphologie der monok. Knollen- und Zwiebelgewächse, p. 188) richtig erkannt wurde, und auf STENZEL's Abhandlung (Über die Blätter des Schuppenwurz, Bot. Zeit., 1871, p. 241) verwiesen.

tärer Ausbildung zeigen, es ist hier nur der Blattrand seitlich umgeschlagen, und nur in den dadurch geschaffenen geschützten Hohlräumen finden sich wasserabsondernde Drüsen. Wir können uns leicht denken, wie von einem solchen einfachen Anfang aus die sonderbare Lathraeablattform entstand. Und wenn dieser Gestaltung eine biologische Bedeutung zukommt, so muß sie bei Lathraea, die nur Schuppenblätter besitzt, höheren Ansprüchen genügen, als bei Tozzia, die später einen mit Laubblättern versehenen Sproß über die Erde sendet. Die Abbildungen werden zur Erläuterung genügen (vgl. Fig. 388, 389). Was ist nun die Bedeutung dieser eigentümlichen Blattbildung? Ich habe diese Frage früher[1]) dahin beantwortet, daß es sich dabei wesentlich handelt um den Schutz wasserabsondernder Drüsen, die sich in diesen unterirdischen Blattorganen in großer Menge finden und deren Thätigkeit teilweise die der Transpiration ersetzt. Diese Drüsen sind durch die Gestalt der Blätter in geschützte Hohlräume gebracht; möglich, daß namentlich in jugendlichen Stadien diese Hohlräume auch der Durchlüftung dienen.

4) Die Kotyledonen[2]) erfordern hier eine besondere Besprechung, da sie in mehr als einer Hinsicht Eigentümlichkeiten aufweisen, die soweit gehen, daß einige Autoren ihnen sogar die Blattnatur abgesprochen haben. Ausgezeichnet sind sie zunächst durch ihre Stellung: Bekanntlich bezeichnete man als Kotyledonen das erste Blatt oder die ersten Blätter, welche am Embryo der Samenpflanzen auftreten, und zwar gehen sie nicht, wie die späteren Blätter (vgl. aber die Embryoentwicklung bei den Monokotylen!) aus einem Sproßvegetationspunkt, sondern direkt aus der noch ungegliederten Embryonalanlage hervor. Später hat LEITGEB die Bezeichnung „Kotyledonen" auch auf die (ein bis zwei) Blätter des Embryo der Pteridophyten übertragen, welche unabhängig vom Sproßvegetationspunkt entstehen, eine Benennung, die sich mit Recht eingebürgert hat. Die Kotyledonen der Pteridophyten bedürfen hier kaum einer besonderen Besprechung. Sie schließen sich nämlich so sehr den Primärblättern an (vgl. p. 130 und Fig. 93), daß sie lediglich als die ersten Glieder dieser zu betrachten sind; sie sind ausnahmslos Hemmungen von Laubblättern und zeigen das um so deutlicher, als sie die den Kotyledonen der Samenpflanzen häufig zukommende Bedeutung von Saugorganen nicht haben, es ist diese Aufgabe vielmehr dem „Fuß" des Pteridophytenembryos übertragen, auch als Speicherorgane funktionieren sie nie. Sie tragen also die Übereinstimmung mit den übrigen Laubblättern deshalb deutlich zur Schau, weil sie nicht in den Dienst anderer Funktionen getreten sind. Nur bei den schwimmenden Salvinien und Azollen zeigt der Kotyledon eine von den ersten Laubblättern verschiedene Gestalt, bei Salvinia ist er schildförmig, bei Azolla kreiselförmig (wobei auf der vertieften Oberseite eine Luftblase festgehalten wird), ich habe zu zeigen versucht[3]), daß diese Gestaltung der Kotyle-

---

[1]) GOEBEL, Über die biologische Bedeutung der Blatthöhlen bei Tozzia und Lathraea. Flora, 1897, p. 443. Zu wesentlich demselben Resultat kam auch HABERLANDT in einer fast gleichzeitig erschienenen Arbeit; Wasserabscheidung bei Lathraea war schon von DARWIN beobachtet worden.

[2]) Es wurde schon von A. DUPETIT THOUARS vor vielen Jahren vorgeschlagen, den sinnlosen Namen Kotyledon (= Napf, Schüsselchen) durch „Protophyll" zu ersetzen, indes scheint außer TURPIN (vgl. Ann. d. Sc. nat. I, 23, p. 10) niemand sich diesem Vorschlag angeschlossen zu haben, und so muß der alte Name bleiben, zumal er durch seine Verwendung zur Bezeichnung der „Monokotylen" und „Dikotylen" eingebürgert ist. Übrigens hat man früher die bei der Keimung laubblattartig sich entwickelnden Kotyledonen als „familles séminales" bezeichnet. (So z. B. A. P. DECANDOLLE.)

[3]) S. I und II. Dort auch Abbildungen.

donen vorzüglich dazu geeignet ist, die normale schwimmende Lage der Keimpflänzchen auf dem Wasserspiegel zu sicheren.

Der Embryo der Samenpflanzen befindet sich dem der Pteridophyten gegenüber in einer ganz anderen Lage. Er macht (wenn wir von den „lebendig gebärenden“ Pflanzen absehen) im Samen zunächst eine Unterbrechung in seiner Entwicklung durch und ist während derselben von starren Hüllen umgeben. Die Abweichung der Gestalt der Kotyledonen von der der Laubblätter ist hier meist eine viel größere. Es fragt sich, wie ist diese Abweichung morphologisch und biologisch zu erklären, lassen sich für dieselbe veranlassende Momente und Nützlichkeitserwägungen anführen?

In letzterer Hinsicht werden wir von vornherein nicht vergessen dürfen, daß schon bei den Laubblättern vielfach die Beziehungen zwischen Gestaltung und Lebensverhältnissen noch durchaus unklar sind und dementsprechend auch bei den Kotyledonen teleologische Betrachtungen nur mit Vorsicht anzuwenden sein werden.

Indes ist für die letzteren leicht ersichtlich, daß außer den oben erwähnten Thatsachen (der Einschachtelung in dem Samen, ferner den Korrelationsverhältnissen, die gewiß auch hier in Betracht kommen), bei ihnen vielfach andere Aufgaben als die der Laubblätter in Betracht kommen. Sie dienen:

1) Als Schutz für die Stammknospe (nicht nur während der Samenruhe, sondern vielfach auch während der Keimung [Fig. 390]).

Dahin gehört auch die Ausbildung langer Kotyledonenscheiden bei manchen Pflanzen, in deren Grund die Stammknospe sitzt, es soll darauf hier nicht näher eingegangen werden. Dagegen werden die vielfach merkwürdigen diesbezüglichen Verhältnisse der monokotylen Embryonen unten zu schildern sein.

2) In manchen Fällen als Reservestoffbehälter.

3) Als Saugapparate zur Entleerung des Endosperms.

In letzterer Hinsicht sei bemerkt, daß nur bei zwei Samenpflanzen, bei Gnetum und Welwitschia, ein von den Kotyledonen unabhängiges Saugorgan als Auswuchs des hypokotylen Gliedes sich findet.

In allen anderen Fällen stellen — wo überhaupt Gelegenheit zur Ausbildung von Saugorganen gegeben ist — die Kotyledonen diese dar, und zwar in den meisten Fällen innerhalb der Samenschale. Doch kommt es auch vor, daß sie bei der Keimung, nachdem sie die Samenschale verlassen haben, einen Teil des Endosperms mitnehmen und außerhalb des Samens ausnützen.

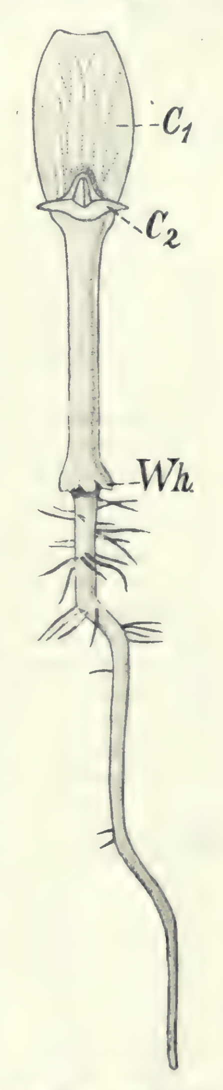


Fig. 390. Leucodendrum argenteum. Keimpflanze in nat. Gr. Ein Kotyledon, C_2 ist entfernt, man sieht, wie die Stammknospe in einer nischenförmigen Vertiefung der Kotyledonarbasis geschützt liegt. *Wh* „Wurzelhals“ (Grenze zwischen hypokotylem Gliede und Wurzel).

So fand ich es vor Jahren in Java bei einer Sterculia (Fig. 391), deren Kotyledonen häufig durch ein Internodium getrennt sind.

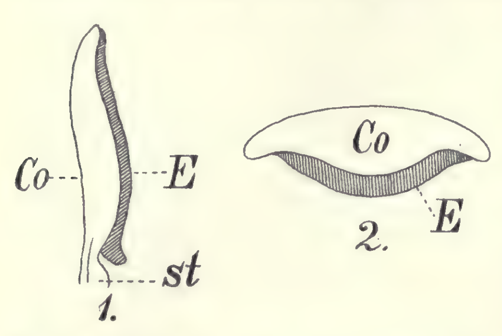


Fig. 391. Sterculia sp. (Hort. bot. Bogor.) *1* Längsschnitt, *2* Querschnitt durch einen Kotyledon *Co*. Das ihm außen anhängende Endosperm ist schraffiert. *st* Stiel des Kotyledon.

4) Namentlich bei einigen Monokotylen (z. B. Phoenix), deren Kotyledonen positiv protropisch sind) tragen die Kotyledonen bei der Keimung dazu bei, den Keimling tiefer in die Erde zu versenken.

A. Dikotylen.

1) Morphologie der Kotyledonen. Die äußeren Gestaltungsverhältnisse, die ja meist außerordentlich einfache sind, können hier als bekannt vorausgesetzt werden, einige interessantere Fälle werden unten zu besprechen sein. Hier interessiert vor allem die allgemeine Frage: ob wir die Kotyledonen als Gebilde sui generis oder nur als Entwicklungsform der Laubblätter zu betrachten haben? Die letztere Frage ist zu bejahen und zwar aus folgenden Gründen:

a) Die Analogie mit den Gefäßkryptogamen, deren Kotyledonen, wie oben erwähnt, mit den Primärblättern (von der Anlegung abgesehen) durchaus übereinstimmen, sowie die Thatsache, daß auch bei manchen Samenpflanzen die Kotyledonen mit den Laubblättern übereinstimmen, oder durch Übergangsformen mit ihnen verbunden sind. So ist der einzige Kotyledon von Cyclamen den Laubblättern gleich gestaltet (Fig. 392), ebenso verhalten sich Utricularia, Pinguicula, Viscum, Spergula, auch die unten zu erwähnenden Monokotylen mit endospermlosen Samen zeigen im wesentlichen das gleiche Verhalten. Bei manchen Pflanzen (knollenbesitzende Corydalis-Arten, Carum Bulbocastanum, Bunium petraeum, Aconitum Anthora u. a.) sind die Kotyledonen im ersten Lebensjahr der Keimpflanze sogar die einzigen Assimilationsorgane, meist freilich sind sie rasch vergänglich, bei manchen Pflanzen sind sie schon nach wenigen Wochen verwelkt (Claytonia perfoliata, Nolana atriplicifolia u. a.), es ist leicht verständlich, daß derartige kurzlebige Blätter einfacher gestaltet und gebaut sein werden als die „typischen“ Laubblätter. Bei einigen einjährigen Pflanzen[1]) können sie sich übrigens auch bis zur Blütezeit erhalten (Adonis aestivalis, Fumaria officinalis, Veronica hederifolia, Melampyrum pratense, Urtica urens, Euphorbia helioscopia), aber sie sind durch ihre Stellung an der Basis der Pflanze für die Assimilation in sehr ungünstiger Lage und kommen dafür wohl kaum in Betracht.

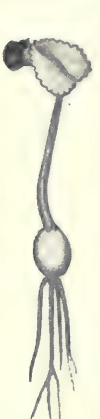


Fig. 392. Keimpflanze von Cyclamen persicum. Der Kotyledon dient mit seiner Spitze als Saugapparat, das hypokotyle Glied ist zu einem Knöllchen angeschwollen. Vergr.

Bei dem Kleinbleiben der Kotyledonen den Laubblättern gegenüber sind offenbar vielfach auch Korrelationen (vgl. p. 177 ff.) wirksam. Wir

[1]) Vergl. Winkler, Über die Keimblätter der deutschen Dikotylen. Verh. des botan. Ver. der Prov. Brandenburg, XVI, p. 16.

sehen, daß die Kotyledonen bei den Pflanzen am größten werden (Streptocarpus etc.), bei welchen der zwischen den Kotyledonen sonst vorhandene Hauptsproß unterdrückt wird, und auch sonst fiel mir auf, daß, wo die Kotyledonen besonders laubblattartig sich ausbilden, sie der Entwicklung der Stammknospe vorauseilen; auch läßt sich — wenigstens in manchen Fällen — durch Entfernung der letzteren eine Vergrößerung der Kotyledonen dem gewöhnlichen Verhalten gegenüber erzielen; die einfachere Gestaltung der epigäischen Kotyledonen ist so (auch in biologischer Beziehung) leicht verständlich. Von epigäischen zu hypogäischen Kotyledonen aber giebt es Übergänge, und schon die Thatsache, daß von den Arten einer Gattung die einen epigäische, die anderen hypogäische Kotyledonen haben können, z. B. Rhamnus frangula und Rh. cathartica, Mercurialis perennis und M. annua, zeigt uns, daß die hypogäischen Kotyledonen die Funktion als Assimilationsorgane zu dienen erst später, in Verbindung mit der Ablagerung von Reservestoffen aufgegeben haben und deshalb nicht mehr an das Licht treten.

Die Einfachheit der Gestaltung der Kotyledonen den Laubblättern gegenüber aber betrachten wir als eine Hemmungserscheinung, ebenso wie bei den Pteridophyten. Diese Hemmung ist meist eine dauernde, in manchen Fällen, wie an Beispielen zu zeigen sein wird, aber nur eine zeitweilige. Die letzteren Fälle sind besonders interessant, weil sie auch auf die ersteren Licht werfen und direkt den Übergang der Kotyledonen zu den Laubblättern vermitteln.

b) Es lassen sich, wenn man eine größere Anzahl von Keimlingen vergleicht, alle Übergangsformen zwischen den Kotyledonen und den Laubblättern auffinden. Manche Kotyledonen erfahren bei der Keimung nur eine Vergrößerung (vergl. z. B. Ampelopsis, p. 125), andere eine G e s t a l t v e r ä n d e r u n g, die in extremen Fällen, wie dem von Streptocarpus polyanthus[1]) (und anderen Arten) und Monophyllea dazu führt, daß der eine Kotyledon zu einem mächtigen, oft über 30 cm langen Laubblatte heranwächst, während er bei der Keimung nur eine Länge von etwa $^1/_2$ mm besaß; es braucht kaum erwähnt zu werden, daß dies durch „interkalares“ Wachstum geschieht, es liegt hier ebenso wie bei den unten zu erwähnenden Oenothereen nur ein extremes Beispiel für den p. 505 erwähnten Satz vor, daß die Blattspitze bei den meisten Dikotylen frühzeitig in den Dauerzustand übergeht, während an der Basis noch Weiterentwicklung stattfindet, jene Spitze ist das, was zunächst als „Kotyledon“ erscheint. Dies sonderbare Verhalten hängt hier damit zusammen, daß der Kotyledon das e i n z i g e Laubblatt darstellt, also eine viel längere Lebensdauer besitzt als sonst, wo die Kotyledonen meist r a s c h v e r g ä n g l i c h sind und durch die Laubblätter ersetzt werden. Aber auch wo diese später auftreten, fehlt es nicht an Beispielen von postembryonaler Weiterentwicklung der Kotyledonen. Als besonders lehrreich seien hier namentlich die O n a g r a r i e e n angeführt.

In dieser Familie[2]) finden wir ein verschiedenes Verhalten der Kotyledonen: die einen Formen zeigen die gewöhnliche Ausbildung, klein bleibende ganzrandige, nur mit ganz schwacher Nervatur versehene

---

[1]) Vergl. z. B. HIELSCHER, Anatomie und Biologie der Gattung Streptocarpus in COHN, Beitr. zur Biologie der Pflanzen, III, p. 1 ff. Betreffs des Verhaltens der Kotyledonen bei der Keimung ist namentlich auch zu vergleichen: KLEBS, Beitr. zur Morphologie und Biologie der Keimung (woselbst auch zahlreiche Litteraturangaben sich finden), Arbeiten a. d. bot. Institut in Tübingen, herausgeg. von PFEFFER, 1. Bd.

[2]) Vergl. LUBBOCK, A contribution to our knowledge of seedlings, Vol. I, p. 553 ff.

Keimblätter, bei anderen dagegen erfahren die Kotyledonen, ähnlich wie bei Streptocarpus, nach der Keimung eine interkalare Weiterentwicklung, es wird den Kotyledonen sozusagen ein Stück Laubblatt hinzugefügt, das dann an der Spitze den ursprünglichen Kotyledon trägt. Als Beispiele für den ersten Fall seien genannt: Epilobium angustifolium, Oenothera pumila, glauca, rosea; für den zweiten (der natürlich in verschiedenem Grade die Weiterentwicklung der Kotyledonen zeigen kann) Clarkia pulchella, Oenothera stricta, bistorta, macrantha u. a. Oenothera bistorta sei als Beispiel angeführt. Nach der Keimung sind die Kotyledonen sitzend, sie haben nur wenige, lange Drüsenhaare, namentlich an ihrer Basis. 6 Tage nachher hat sich diese Basis stielähnlich gestreckt. Fig. 393 *I* zeigt einen Keimling, der 8 Tage alt ist, die eigentlichen „Kotyledonen" sind etwas in die Fläche gewachsen, sonst aber unverändert; der neu hinzugewachsene Teil unterhalb derselben wird, wie Fig. 393 *II* zeigt, später zu einer schmalen, mit einer deutlichen Mittelrippe

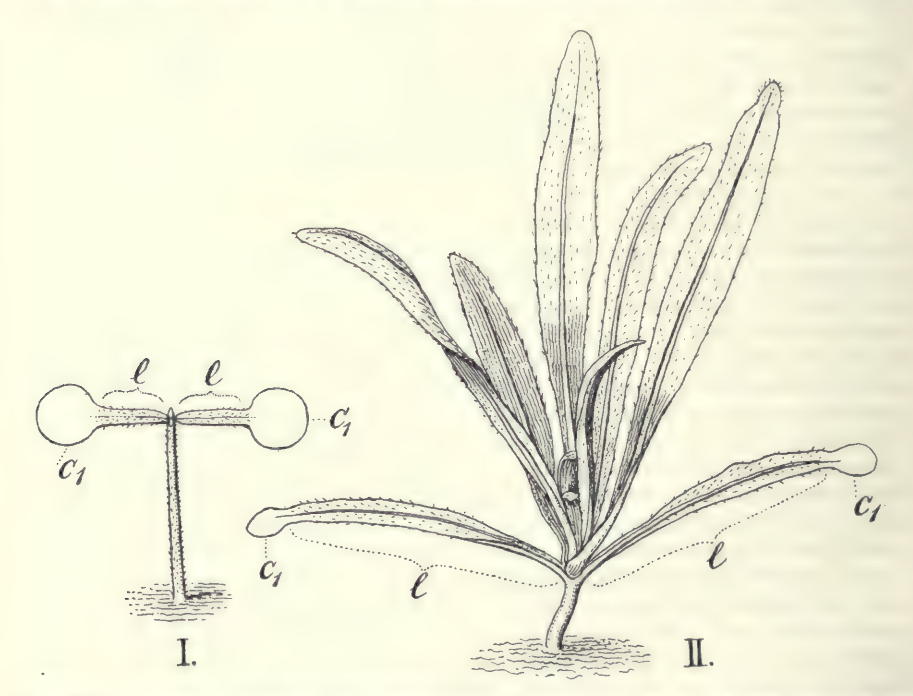


Fig. 393. Oenothera bistorta, Keimpflanzen (nach LUBBOCK). c_1, c_1 der ursprüngliche Kotyledon; l das später zugewachsene Stück.

und einem kurzen Blattstiel versehenen Blattfläche, die sich von den Primärblättern eigentlich nur durch den an ihrer Spitze sitzenden ursprünglichen „Kotyledon" unterscheidet. Oenothera zeigt also innerhalb einer Gattung teils dauernde, teils nur zeitweilige Hemmung der Kotyledonarentwicklung und läßt uns nicht darüber im Zweifel, wie wir uns die einfachere Ausbildung der Kotyledonen den Laubblättern gegenüber zu denken haben.

2) Veranlassende Momente für die Gestaltung der Kotyledonen.

Es wurde oben schon darauf hingewiesen, daß hier zunächst die

Einschachtelung der Kotyledonen in den Samen in Betracht kommt, außerdem ist es von vornherein wahrscheinlich, daß auch Korrelationsverhältnisse, wie so oft, auf die Gestaltung einwirken.

Dem Wachstum des Embryos ist eine Schranke gesetzt durch das des Embryosackes, in den er eingeschlossen ist, die Entwicklungsgeschichte der Samen zeigt, daß letzteres das Primäre, das Embryonalwachstum das Sekundäre ist, und es liegt deshalb zunächst die Frage nahe, inwieweit die Gestalt der Kotyledonen abhängig ist von den Raumverhältnissen innerhalb des Samens?

Hierüber liegen verhältnismäßig sehr wenige Untersuchungen vor. HOFMEISTER hat zuerst (Handb. der physiologischen Botanik, I, p. 620) die Frage aufgeworfen, in welcher Beziehung die Lage des Embryos zu den Raumverhältnissen im Embryosack stehe. Von den fertigen Verhältnissen ausgehend, hat dann LUBBOCK (a. a. O., I, p. 8 ff.) die Gestalt der Kotyledonen zu den Raumverhältnissen in Beziehung gebracht, er ist dabei zu einleuchtenden Deutungen gekommen, die aber doch nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen auf eine sichere Basis gestellt werden könnten, auch ist z. B. bei den Caryophylleen der Unterschied von Endosperm und Perisperm übersehen: die Gestaltung des letzteren kann auf die des Embryos keinen Einfluß ausüben. Es soll unten aus LUBBOCK's Darstellung das Wichtigste hervorgehoben werden, hier sei nur bemerkt, daß schon die Betrachtung der fertigen Samen zeigt, daß die Raumverhältnisse nicht überall direkt formbestimmend einwirken, so bei den Embryonen, die mit der Samenschale gar nicht in Berührung stehen. Namentlich in endospermlosen Samen werden wir dagegen solche Beziehungen erwarten können. Auch wenn die Entwicklungsgeschichte zeigen sollte, daß die Raumverhältnisse nicht das direkt veranlassende Moment für die Kotyledonargestaltung abgeben, wird man eine Beziehung zwischen beiden trotzdem aufrecht erhalten dürfen, denn es kann sich dabei um ursprünglich miteinander kausal verknüpfte, jetzt aber seit langer Zeit erblich gewordene, und deshalb nicht mehr direkt veranlaßte Erscheinungen handeln[1]). Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen mit dieser Fragestellung liegen nur von HEGELMAIER vor[2]), sie zeigen z. B. bei den Geraniaceen, deren Kotyledonen eingerollt sind (vergl. den Querschnitt Fig. 67), daß die Einrollung der (früh schon asymmetrisch werdenden) Keimblätter zu einer Zeit beginnt, wo der Embryo noch frei innerhalb des Embryosackes liegt, also keiner Druckwirkung ausgesetzt ist, auch die asymmetrische Ausbildung der Kotyledonen kann nicht auf Druckwirkung zurückgeführt werden. Indem ich betreffs der Einzelheiten auf HEGELMAIER's Ausführungen verweise, führe ich aus LUBBOCK's Darstellung für die Dikotylen das Wesentliche hier an.

A. Dikotylen.

1) Schmale und breite Kotyledonen. In manchen Fällen entsprechen die schmalen Kotyledonen genau der Form des Embryosackes (z. B. Platanus, Chenopodiaceen[3]), die breiten desgleichen (Ruellia, Phaseolus, Quercus u. s. w.).

---

[1]) Vergl. das p. 186 Angeführte.

[2]) HEGELMAIER, Über Orientierung des Keimes im Angiospermensamen. Bot. Zeit., 1895, p. 143 ff. Über konvolutive Kotyledonen. Ber. der bot. Gesellsch., 17. Bd., 1899, p. 121 ff.

[3]) Wo LUBBOCK, wie oben erwähnt, das Perisperm nicht in Betracht gezogen hat.

Indes trifft dies nicht überall zu, und LUBBOCK bringt z. B. bei Galium saccharatum die Schmalheit der Kotyledonen damit in Zusammenhang, daß sie in dieser Form leichter aus der harten Testa herausgezogen werden können.

2) Ungleichheit der Kotyledonen, vergl. Samentwicklung.

3) Unsymmetrische Kotyledonen. Solche finden sich, wie früher erwähnt (p. 100), bei einer Anzahl Geraniaceen (Geranium pratense, cicutarium, Robertianum, Erodium-Arten), Papilionaceen, Polygonaceen (Polygonum Fagopyrum, emarginatum u. a.).

Bei den Geraniaceen führt LUBBOCK die Asymmetrie auf die Ineinanderfaltung der Kotyledonen zurück: die kleinere Hälfte jedes Kotyledons ist die innere, HEGELMAIER's oben erwähnte Untersuchungen zeigen, daß die Beeinflussung keine direkte ist. Auch bei Polygonum Fagopyrum zeigte sich (a. a. O., p. 134), daß die Asymmetrie der Kotyledonen schon früh eintritt, zu einer Zeit, wo die Ränder derselben noch weit von der Samenschale entfernt sind, die geförderten Seitenhälften können entweder (in beiden Kotyledonen gleichsinnig) die rechten oder die linken sein, sie werden stets zu involutiven (deckenden), die kleineren zu den revolutiven (gedeckten). Wie es sich bei den Leguminosen verhält, bleibt näher zu untersuchen, jedenfalls entspricht die asymmetrische Gestalt der Kotyledonen hier der der Samen.

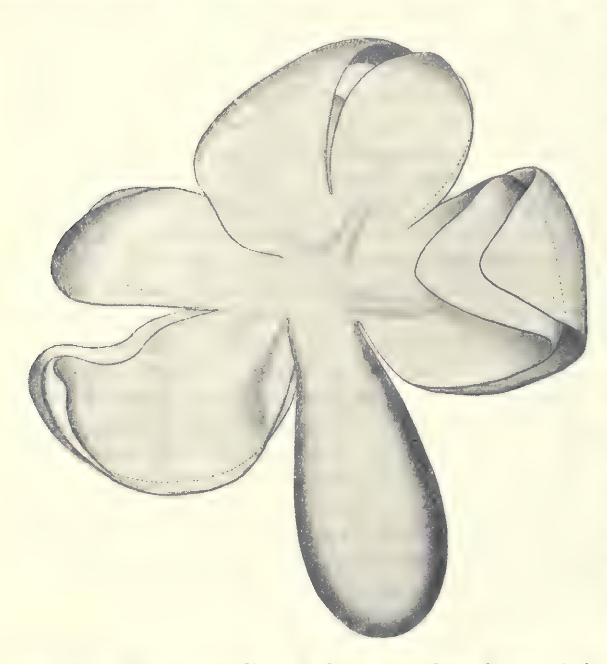


Fig. 394. Tilia parvifolia. Embryo aus dem Samen frei präpariert. 15 fach vergr.

4) Gelappte und ausgebuchtete Kotyledonen. Die Ausbuchtung der Kotyledonen an ihrem vorderen Ende entspricht in einigen Fällen (Quercus, Impatiens, Urtica) einer Verdickung der Samen-(resp. Frucht)schale; bei manchen Cruciferen (Raphanus, Sinapis) erleichtert die terminale Ausbuchtung der Kotyledonen ihre Einfaltung [betreffs Convolvulus u. a. LUBBOCK a. a. O.], ebenso dürfte die Lappung der Kotyledonen von Tilia (Fig. 394) ihre Einbiegung im Samen erleichtern, wie LUBBOCK ausführt; aber meiner Meinung nach kommt hier namentlich auch in Betracht, daß durch die Lappenbildung die aufsaugende Wirkung der Kotyledonen als Haustorien erleichtert wird, sie haben das ziemlich harte Endosperm aufzulösen und die in diesem enthaltenen Stoffe in den Embryo überzuführen. Daß in der That die Zerteilung der Kotyledonen mit ihrer Haustorialfunktion in Beziehung stehen

kann, zeigt in deutlicher Weise Myristica fragrans[1]. Das Endosperm ist hier bekanntlich „ruminiert", d. h. durch Einstülpungen der Samenschale braun marmoriert. Die Kotyledonen des während der Samenruhe ziemlich kleinen Embryos vergrößern sich bei der Keimung bedeutend und zerteilen sich (den Einbuchtungen der Samenschale entsprechend), frei präparierte Kotyledonen erscheinen kraus gelappt, die einzelnen mit Spitzenwachstum versehenen Lappen waren in das Endosperm eingedrungen. Hier steht die erst bei der Keimung eintretende Lappung der Kotyledonen also in deutlichster Beziehung zu ihrer Aufgabe als Saugorgane, und ähnliche Fälle werden von Monokotylen zu berichten sein.

B. Monokotylen[2].

Die einfachsten Fälle der Kotyledonargestaltung treffen wir bei Embryonen endospermloser Monokotylen. Wie oben (p. 498) erwähnt, gliedert sich das Blatt der Monokotylen gewöhnlich nur in Spreite und Scheide, und diese Gliederung treffen wir auch bei den Kotyledonen an. So bei Juncagineen, Butomeen, Alismaceen etc. Der Kotyledon ergrünt und weicht in Gestalt und Bau nicht wesentlich von den ersten Laubblättern ab, wenngleich die anatomische Gliederung meist eine einfachere ist[3]; die Scheide liegt wie bei den gewöhnlichen Blättern in der Fortsetzung der Spreite.

Diese Ausbildungsstufe des Kotyledon können wir als die erste und primitivste bezeichnen[4]; wir unterscheiden am Kotyledon die Spreite und die Scheide, welche die wenig entwickelte Stammknospe einschließt. Von dieser unterscheidet sich die zweite durch die Entwicklung der Scheide. Es haben sich nicht nur die Seitenteile der Spreite entwickelt, sondern es ist, ähnlich wie wir es bei manchen „Axillarstipeln" und der Ligularbildung gesehen haben, ein Auswuchs auf der Oberseite der Blattanlage hinzugekommen und auch an ihrer Basis hat sich die rings herumgreifende Scheide zu einem Auswuchs erhoben, so daß ein vom Kotyledo schief nach oben gerichteter Ringwall die Stammknospe umgiebt. Auf der nächsten Stufe sehen wir die Scheide noch mehr entwickelt und vom Kotyledon weiter abgerückt, der gewissermaßen wie ihr Anhängsel erscheint. Diese drei Stufen hängen einerseits mit der Größe zusammen, welche die Stammknospe vor oder während der Keimung erreicht, andererseits mit den Veränderungen, welche der Kotyledon durchmacht, indem er, seine Blattnatur mehr und mehr einbüßend, schließlich ganz zum Saugorgan wird und so zwar nicht morphologisch, aber seiner Leistung nach das Saugorgan des Gnetum- und Welwitschia-Embyros ersetzt. Die stärkere Entwicklung, welche der Kotyledon als Saugorgan schon im Samen erreicht, wird zusammenhängen einerseits mit der Ausgiebigkeit der Endospermentwicklung, andererseits mit der relativen Geschwindigkeit, mit

---

[1]) Vergl. TSCHIRCH, Physiologische Studien über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. IX, p. 143 ff.

[2]) Vergl. z. B. KLEBS, Beitr. zur Morphologie und Physiologie der Keimung. Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, herausgeg. von PFEFFER, 1. Bd., p. 536 ff. Daselbst weitere Litteratur.

[3]) Anatomische Details finden sich z. B. in der Abhandlung von SCHLICKUM: Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotyledonen. Bibliotheca botanica, Heft 30.

[4]) So auch aufgefaßt bei KLEBS, a. a. O., TSCHIRCH, a. a. O., CELAKOVSKY, Über die Homologien des Grasembryos. Bot. Zeitung, 1897, p. 141 ff.

der die Keimungsvorgänge sich abzuspielen haben. Daß dabei die Kotyledonarscheide auch außer der schützenden noch andere Funktionen übernimmt, wird aus den unten mitzuteilenden Beispielen hervorgehen. Zwischen den unterschiedenen Typen finden sich mancherlei Übergangsstufen.

Dieselben sind namentlich bedingt durch die verschieden starke Inanspruchnahme des Kotyledon als Saugorgan bei endospermhaltigen Samen. Wir betrachten zunächst Fälle, in denen der epigaeische Kotyledon ergrünt, also sich dem Verhalten endospermloser Samen im wesentlichen anschließt, nur daß seine Spitze als Saugorgan funktioniert. Dies kann in verschiedenem Grade geschehen, zeitweilig oder dauernd. Bei Draeaena (Fig. 395) bleibt das Ende des Kotyledon als Saugorgan im Samen stecken, ergrünt dann aber, wenn es sich von der Samenschale befreit hat, freilich weniger intensiv als der übrige Kotyledon (von welchem es wohl auch anatomisch verschieden ist). Ähnlich verhalten sich andere Liliaceen (Allium, Hyacinthus), ferner



Fig. 395. Keimpflanzen von Dracaena indivisa. Nat. Gr. Der obere Teil des Kotyledon, welcher als Haustorium dient und nach der Befreiung von der Samenschale nicht oder wenig ergrünt, ist in der aiten Keimpflanze rechts durch punktierte Umgrenzung kenntlich gemacht.



Fig. 396. Keimpflanze einer unbekannten Monokotyle. Nur der Kotyledon ist über den Boden getreten, er ist in zwei Teile differenziert; einen bleibenden, dickeren grünen unteren und einen (scheinbar) seitlich entspringenden dünneren oberen.

Agave u. a. Eigentümlich ist der in Fig. 396 abgebildete, leider eine unbestimmte Monokotyle betreffende Fall[1]). Hier wird nicht mehr der ganze Kotyledon zum Laubblatt, sein oberer Teil, dessen Spitze als

[1]) Die Samen keimten in einem Topf, in welchem australische Samen ausgesät waren, die Keimlinge gingen alle bald zu Grunde, so daß nicht ermittelt werden konnte, wohin sie gehören.

Saugorgan funktioniert, bleibt dünn, fadenförmig und vertrocknet später, während der untere Teil zu einem (annähernd cylindrischen) Laubblatte wird, dessen verhältnismäßig kurze Scheide die Stammknospe einschließt. Auffallend ist, daß an der knieförmigen Biegung der bleibende Teil des Kotyledon über den fadenförmigen, vergänglichen etwas hinaus gewachsen ist; dieses Stück bildet später die „Spitze“ des Kotyledon und der fadenförmige Teil erscheint infolgedessen seitlich angesetzt. Bei hypogäischen Kotyledonen ist (abgesehen von der zum Haustorium anschwellenden Spitze) die ganze Kotyledonarspreite nicht selten zu einem solchen fadenförmigen Gebilde entwickelt; sie dient in diesem Falle hauptsächlich als Leitbahn für die von dem Haustorium aufgenommenen Stoffe, abgesehen davon, daß sie durch ihre starke Verlängerung auch für die Lagenveränderung der Keimpflanze mitwirkt. Es ist dann also der Kotyledon in drei Teile verschiedener Gestalt und verschiedener Leistung differenziert: 1) das Haustorium, 2) das Zwischenstück[1]) oder Mittelstück, 3) die Scheide.

Diese Teile treten z. B. bei der in Fig. 397 *III* abgebildeten Keimpflanze von Tradescantia virginica deutlich hervor, das Haustorium ist

Fig. 397. Tradescantia virginica, Keimung 6mal vergr. (*I* und *II* nach Gravis, *III* Original Cot Kotyledon). *S* Kotyledonarscheide, *M* Mittelstück des Kotyledon, *L* erstes Laubblatt, *W* erste Wurzel, *H* Hypokotyl. Das Endoperm ist in *II* durch Punktierung angedeutet.

in der Samenschale verborgen, ***M*** ist das Mittelstück, *S* die Kotyledonarscheide. Diese ist aber während der Keimung bedeutend herange-

[1]) Diesen Namen hat Klebs angewendet; ich sehe keinen Grund, ihn durch den später von Schlickum vorgeschlagenen Ausdruck „Leiter“ zu ersetzen.

wachsen, sie hat sich über ihre Ansatzstelle an das Mittelstück hinaus verlängert und schützt die Stammknospe während des Durchtritts durch den Boden — später wird sie gesprengt. Der Vorgang der Scheidenentwicklung wird ohne weiteres klar, wenn wir jüngere Embryonen betrachten. Im ruhenden Samen (Fig. 397 *I*) setzt sich die die Stammknospe umfassende Kotyledonarscheide (Fig. 397 *I*) noch deutlich an den Kotyledon an, in dem jungen, in Fig. 396 *II* abgebildeten Keimling ist sie ein wenig über ihre Ansatzstelle an den Kotyledon, dessen mittlerer Teil sich zum Mittelstück verlängert hat, hinausgewachsen, sie richtet sich — offenbar negativ geotropisch — nach oben und hat sich in Fig. 397 *III* bedeutend verlängert.

In einigen Fällen entspricht die Gestalt des als Saugorgan dienenden Kotyledo deutlich den Raumverhältnissen im Samen. So bei Alpinia nutans[1]) wo er zweilappig ist (es ragen zwei Fortsätze in das sichelförmige Endosperm hinein) und bei Areca Catechu, wo der Kotyledon, ähnlich wie bei Myristica, den „Falten" des „ruminierten" Endosperms[2]) entsprechend bei der Keimung vielfach zerteilt wird; es bilden sich an zahlreichen Stellen am Kotyledon lappenförmige Auswüchse, die zwischen die Falten eindringen.

Die Entwicklung der Scheide in der in der oben gegebenen Übersicht angedeuteten Richtung läßt sich besonders bei den Cyperaceen in lehrreicher Weise verfolgen: bei den einen erfolgt sie, wie bei Tradescantia, erst während der Keimung, bei den anderen schon innerhalb des Samens am Embryo.

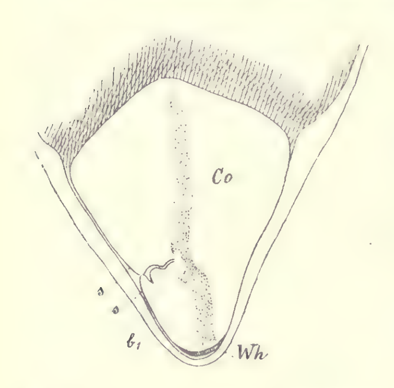


Fig. 398. Carex Grayana. Längsschnitt durch den basalen, den Embryo enthaltenden Teil des Endosperms. Der Embryo ist umgeben von der Kleberschicht des Endosperms, der stärkeführende Teil des letzteren (nur ein kleines Stück davon ist wiedergegeben) ist durch Schraffierung angedeutet. *Co* Kotyledon, b_1 ersteres Blatt, *s* Kotyledonarscheide, *Wh* Haube der etwas schief gerichteten ersten Wurzel.

Für den ersten Fall sei Carex angeführt. Der Embryo liegt an der Basis des Endosperms. Er ist umgeben (Fig. 398) von der (hier mehrschichtigen) Kleberschicht des Endosperms und grenzt mit der flach gewölbten Spitze seines kreiselförmigen Kotyledons an den stärkeführenden umfangreicheren Teil des Endosperms: die Gestalt des Kotyledon ist aus seiner Lage und seiner Funktion als Saugorgan (der obere Teil schwillt bei der Keimung noch an) leicht verständlich. Die Stammknospe (an welcher hier außer dem Kotyledon noch zwei Blattanlagen sichtbar sind) ist eingeschlossen von der Kotyledonarscheide (*s*, *s*), deren enger Spalt fast ganz geschlossen ist. Diese Scheide entwickelt sich bei der Keimung beträchtlich, sie dient offenbar, wie bei den Gräsern, der Stammknospe als schützende Umhüllung während des Durchbrechens durch den Boden, später wird sie durch die sich weiter entwickelnden ersten Blätter an der Spitze gesprengt. Die Basis des Kotyledons (oberhalb der

[1]) TSCHIRCH a. a. O.
[2]) Vgl. den Abschnitt über Samenentwicklung.

Scheide) entwickelt sich zu einem hier sehr kurzen „Zwischenstück“. Eigentümlich und für die Deutung der Organbildung am Grasembryo wichtig ist nun namentlich die Thatsache, daß auch zwischen der Anheftungsstelle der Scheide und der des „Zwischenstückes“ am Keimling ein Stück eingeschoben erscheint, so daß also Scheide und Kotyledon durch ein scheinbares Internodium voneinander getrennt sind. Dieses Stück ist aber weder das Hypokotyl noch ein Internodium, sondern ein stark verlängerter Knoten, welcher 6—10 mm Länge erreichen kann, CELAKOVSKY (a. a. O. p. 145), hat es als „Mesokotyl“ bezeichnet. Es ist gewiß ein ungewöhnlicher Vorgang, daß zwei Teile einer Blattanlage voneinander getrennt werden, so daß sie an verschiedenen Teilen der Sproßachse zu entspringen scheinen, allein der Vorgang läßt sich hier entwicklungsgeschichtlich verfolgen und ist biologisch insofern verständlich, als er das Durchbrechen der Scheide (und damit der von ihr umschlossenen Stammknospe) durch den Boden erleichtert.

Auch die anatomischen Verhältnisse stimmen mit der oben gegebenen Auffassung überein, sie seien hier nur kurz wieder gegeben (vgl. Fig. 399)[1]). Das aus dem Kotyledon austretende Leitbündel setzt sich nicht direkt an den Gefäßbündelcylinder des Mesokotyls an, sondern verläuft in der Rinde des Mesokotyls nach oben; auf dem Querschnitt erscheint demzufolge der Gefäßteil dieses Leitbündels (in der schematischen Figur gewellt wiedergegeben) in verkehrter Lage, d. h. nach außen gekehrt. In die Kotyledonarscheide tritt in der Höhe ihres Ansatzes an das Mesokotyl ein Leitbündel ein mit normaler Orientierung; es biegt sich an der Scheidenspitze um und steigt durch die Scheide und das Mesokotyl in den Kotyledonarkörper hinab; auf dem Querschnitt durch die Scheide (Fig. 399 *II*) ist scheinbar nur ein Leitbündel vorhanden, dessen Siebröhrenteile einander fast berühren, während die Gefäßteile einander gegenüberliegen. Dieser Leitbündelverlauf zeigt also, daß das in die Kotyledonarscheide eintretende Bündel eigentlich vom Kotyledo kommt und das Mesokotyl gewissermaßen von der Kotyledonarbasis berindet ist.

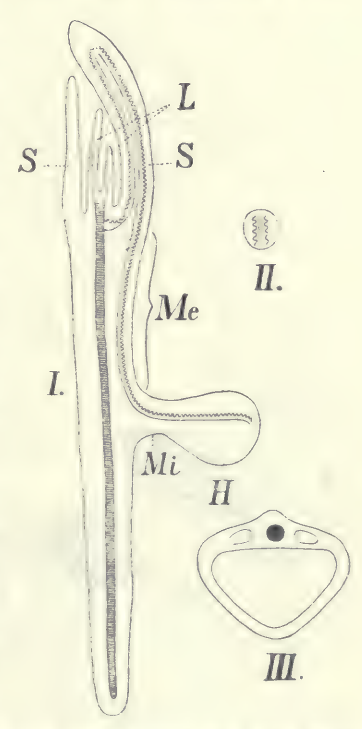


Fig. 399. Keimung von Carex, schematisch. *I* Längsschnitt durch eine Keimpflanze; *Mi* Mittelstück des Kotyledons, *Me* Mesokotyl, *S* Kotyledonarscheide, *L* Laubblätter. *II* Querschnitt durch das Leitbündel, die Gefäßteile durch gewellte, die Siebteile durch gerade Linien angedeutet. *III* Querschnitt durch die Kotyledonarscheide, Leitbündel schwarz.

Von anderen Cyperaceen sei zunächst die Keimung bei Cyperus alternifolius geschildert. Fig. 400 *I* zeigt einen Längsschnitt durch den

---

[1]) Vgl. VAN TIEGHEM, Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées. Ann. des scienc. nat., 8. Sér. botan. T. 3, 1897, p. 259.

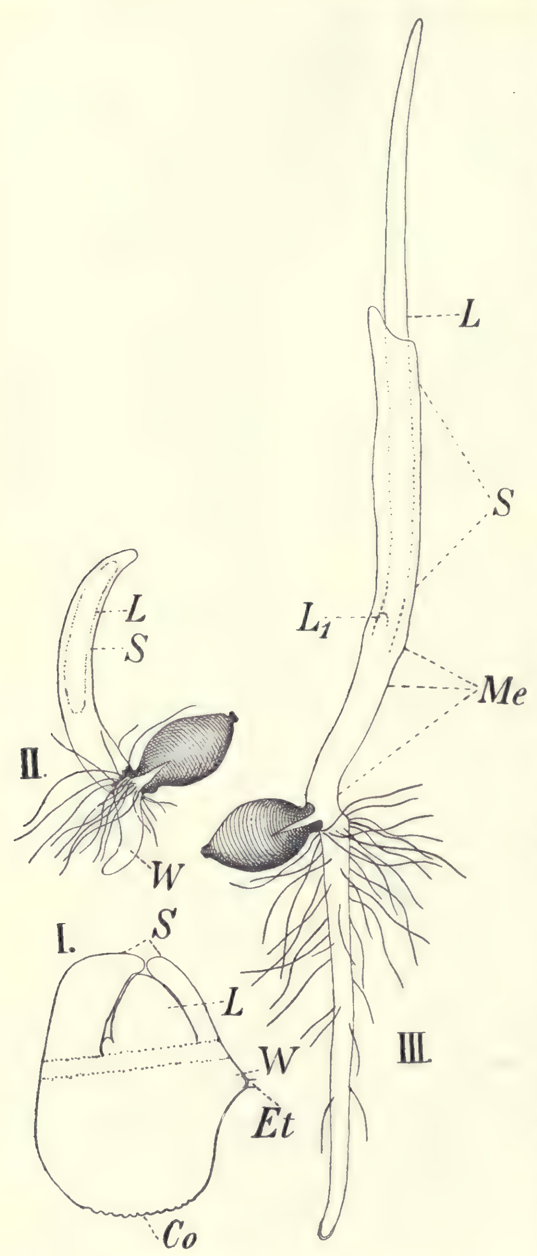


Fig. 400. Cyperus alternifolius. *I* Längsschnitt durch den Embryo eines Samens. *Co* Kotyledon, *S* Kotyledonarscheide, *L* erstes Laubblatt, *W* Wurzelanlage, welcher der Rest des Embryoträgers *Et* ansitzt. Punktiert ist die Zone, welche zum Mesokotyl auswächst (vergr.). *II* und *III* jüngere und ältere Keimpflanze, beide 20mal vergr. Die Samenschale sitzt der Keimpflanze an und ist schraffiert, bei *II* ist die Kotyledonarscheide noch nicht durchbrochen, *Me* Mesokotyl, L_1 zweites Laubblatt.

Embryo im Samen. Die Wurzel ist nur schwach angedeutet, ihr sitzt noch ein Rest des Embryoträgers an (*Et*). Der massig entwickelte Kotyledon zeigt an seinem Ende die Zellen schon papillenförmig vorgewölbt, seine Längsachse fällt nicht mehr wie bei Carex annähernd mit der der Wurzel zusammen, sondern macht mit dieser einen rechten Winkel. Dies ist wohl der starken Entwicklung der Kotyledonarscheide (*S*) zuzuschreiben, welche die Stammknospe rings vollständig umhüllt und nur gegenüber der Spitze des ersten Laubblattes mit einer engen Spalte nach außen sich öffnet. Wie der junge Keimling Fig. 400 *II* zeigt, entwickelt sich auch bei der Keimung die Scheide zunächst mächtig und die Verlängerung der in Fig. 400 *I* durch punktierte Linien angedeuteten Insertionszone bildet das „Mesokotyl", welches dazu beiträgt, die Stammknospe über die Erde zu heben, wo dann schließlich die Kotyledonarscheide an der Spitze durchbrochen wird (Fig. 400 *III*).

Von den Cyperaceen, deren Kotyledonarscheide schon innerhalb des Samens stark entwickelt ist, sei weiter Scirpus lacuster als Beispiel angeführt. Im allgemeinen können wir wohl sagen, daß die Kotyledonarscheide schon im Samen um so mehr entwickelt sein wird, je früher und mächtiger sie sich bei der Keimung entwickelt. Bei Scirpus ist das in hohem Maße der Fall, sie ergrünt sogar an der

Spitze und bildet dort scheinbar eine zweite Spreite (die erste ist der hypogäische, zum Saugorgan umgebildete Kotyledon). Ihre starke Entwicklung im Samen hat zu Mißverständnissen Veranlassung gegeben. Der in Fig. 400 mit *a* bezeichnete Teil ist von den meisten Autoren als „Radicula" (+ hypokotyles Glied) aufgefaßt worden. Die Wurzel befindet sich aber hier, wie bei anderen ähnlich sich verhaltenden Cyperaceen, in seitliche Lage verschoben[1]), was andeutungsweise auch schon bei dem in Fig. 398 abgebildeten Carex-Embryo der Fall ist. Der breit-schildförmige Kotyledon

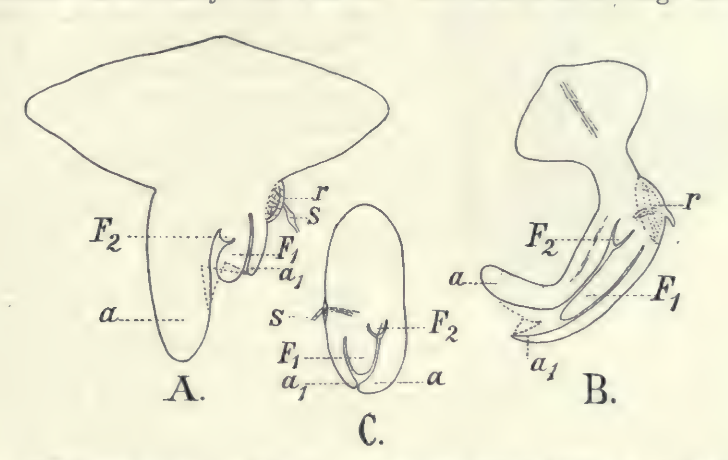


Fig. 401 (nach DIDRICHSEN). *A* Embryo von Scirpus lacuster ($^{75}/_1$), *a*, a_1 Kotyledonarscheide, F_1, F_2 erste Blätter, *r* Wurzel, *s* Embryoträger. *B* Keimpflanze derselben Art, schwächer vergr. *C* Embryo von Cyperus decompositus im Längsschnitt.

liegt der Stammknospe bei Scirpus scheinbar gegenüber. Daß bei der Keimung zunächst letztere sowie die Kotyledonarscheide sich entwickelt, zeigt Fig. 401 *B*, und damit steht, wie schon betont, auch die starke Entwicklung der Kotyledonarscheide schon vor der Keimung in Beziehung, haben wir doch auch bei Besprechung der Laubblattentwicklung (p. 526, 568) gesehen, daß im allgemeinen die Teile, welche im fertigen Zustand am meisten entwickelt sind, auch bei der Anlegung zuerst hervortreten.

Solche Fälle leiten uns auch über zur Erörterung der viel besprochenen und viel umstrittenen Organbildung am Embryo der Gräser. Denn wie gezeigt werden soll, treffen wir hier den zuletzt erwähnten Cyperaceen gegenüber nichts Neues.

Sehen wir uns zunächst die thatsächlichen Verhältnisse an[2]): Fig. 402 stellt einen Längsschnitt durch den basalen Teil eines Weizenkorns dar. Der Embryo liegt an der Basis der Endosperms[3]). Er kehrt dem Endosperm einen breiten, schildförmigen Teil zu, der seit GÄRTNER als Scutellum bezeichnet wird; dieses dient als Saugorgan und bleibt bei der Keimung im Samen verborgen. Ihm gegenüber liegt eine kleine, gefäßbündellose Schuppe, der Epiblast (*l*), und darauf folgt ein bis auf eine

---

[1]) DIDRICHSEN, Om Cyperaceens Kim. Botanik Tidsskrift, 1894 und 1897.

[2]) Am eingehendsten sind diese geschildert bei E. BRUNS, Der Grasembryo. Flora, 76. Bd. (Ergänzungsband zu Jahrg. 1892), p. 1 ff. Daselbst auch die ältere Litteratur.

[3]) VAN TIEGHEM's Angabe (Morphologie de l'embryon etc., a. a. O., p. 260), daß der Embryo vollständig von der äußersten Endospermschicht (der Kleberschicht) eingehüllt sei, finde ich für Triticum vulgare z. B. nicht zutreffend.

enge Spalte geschlossenes, scheidenförmiges Blatt, welches bei der Keimung über den Boden tritt, aber nicht ergrünt, die „Coleoptile“ (oder „piléole“). Die endogen angelegte Hauptwurzel (*r*), welche bei der Keimung das als „Coleorrhiza“ (*ch*) erscheinende peripherische Gewebe durchbricht, bedarf hier keiner weiteren Besprechung; erwähnt sei nur, daß ein Hypokotyl (*hp*) bei den Gräsern kaum zur Ausbildung kommt, da es fast ganz zur Anlegung der Wurzel aufgebraucht wird. Die morphologischen Deutungen der Organe des Embryos lassen sich in folgende Gruppen bringen:

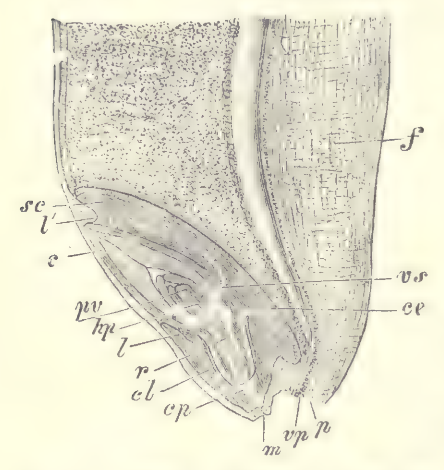


Fig. 402. Medianer Längsschnitt durch den Basalteil eines Weizenkorns. Links unten der Embryo mit dem Scutellum *sc*, *l'* Ligula, *vs* Gefäßbündel des Scutellums, *ce* sein Cylinderepithel, *c* Scheidenteil des Kotyledon, *pv* Stammvegetationskegel, *hp* Hypokotyl, *l* Epiblast, *r* Radicula, *cl* Wurzelscheide, *m* Austrittsstelle der Radicula, *p* Fruchtstiel, *vp* Gefäßbündel desselben, *p* Seitenwandung der Furche. Vergr. 14. (Lehrb.)

1) Der Kotyledon wird nicht als Blattorgan betrachtet. Sehen wir ab von der ganz unhaltbaren NAEGELIschen Bezeichnung der Kotyledonen als Thallomlappen, so haben HOFMEISTER und andere das Scutellum als Auswuchs der Achse des Keimlings betrachtet. Die Entwicklungsgeschichte zeigt aber deutlich, daß das Scutellum terminal am Embryo entsteht, wie bei anderen Monokotylen der Kotyledon (Fig. 405).

2) Das Scutellum ist der Kotyledon, der ihm gegenüberliegende, aber nicht bei allen Gräsern vorhandene Epiblast ist ein verkümmertes, zweites Blatt, die „Scheide“ (Coleoptile) das dritte.

3) Scutellum und „Coleoptile“ bilden zusammen den Kotyledon, der Epiblast ist kein Blatt.

Für die unter 2) angeführte Auffassung sprechen namentlich folgende Gründe.

a) Zwischen der Coleoptile und dem Scutellum ist bei manchen Gräsern ein stark entwickeltes „Internodium“ vorhanden.

b) In der Achsel der Coleoptile findet sich bei manchen Formen eine Achselknospe.

c) Der basale Teil des Scutellums ist bei manchen Grasembryonen (Oryza, Fig. 404, *V*, Leersia u. a. Fig. 404, *I*) entwickelt, wie der Scheidenteil der Laubblätter mancher Monokotylen, es wäre deshalb auffallend, wenn in der Coleoptile noch eine zweite Scheidenbildung vorhanden wäre [1]).

Die dritte Auffassung dagegen würde die Organbildung am Grasembryo in Übereinstimmung mit der der oben besprochenen Monokotylen bringen, sie hat aus vergleichenden Gründen also von vornherein große Wahrscheinlichkeit für sich.

---

[1]) Diese Gründe waren auch für mich, zur Zeit der Entstehung der BRUNS'schen Arbeit, maßgebend. Der vergleichende Standpunkt scheint mir aber jetzt um so mehr berechtigt, als in Streptochaeta ein Gras nachgewiesen ist, dessen Blütengestaltung sich an die der „typischen“ Monokotylen ohne weiteres anschließt. Vergl. GOEBEL, Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser, Flora, 81. Bd., p. 17 und die dort angeführten Arbeiten CELAKOVSKYs.

Zunächst seien die Verhältnisse bei der Keimpflanze und ihre funktionelle Bedeutung ins Auge gefaßt. Fig. 403 *A* giebt die Abbildung einer Keimpflanze von Zea Mais von vorne gesehen. Sie hat eine Hauptwurzel (*H*) und zwei (hier zufällig nach aufwärts gerichtete) Seitenwurzeln (*N*) entwickelt. Die Stammknospe ist noch von der „Coleoptile" (*S*) umhüllt, die an ihrer Spitze von den sich entfaltenden Blättern gespalten wird, der Anfang dazu ist schon gemacht. Wir sehen auf dem Querschnitt (Fig. 403 *B*), daß schon eine größere Anzahl von Blättern vorhanden sind, die dünner sind als die Coleoptile, und sich von ihr — die nur zwei Leitbündel erhält — auch durch die größere Anzahl von Blattnerven unterscheiden. Die „Coleoptile", die sich auch durch den Mangel an Chlorophyll[1]) auffällig von den Laubblättern abhebt, besitzt zwar kein Sklerenchym, aber ihr stark turgescierendes Gewebe befähigt sie in vortrefflicher Weise, die Stammknospe beim Durchbrechen durch den Boden schützend zu umhüllen, ihr gewissermaßen den Weg zu bahnen, und den interkalar wachsenden Blättern und Sproßknoten zunächst den nötigen Halt zu geben. Diese Coleoptile sitzt auf dem

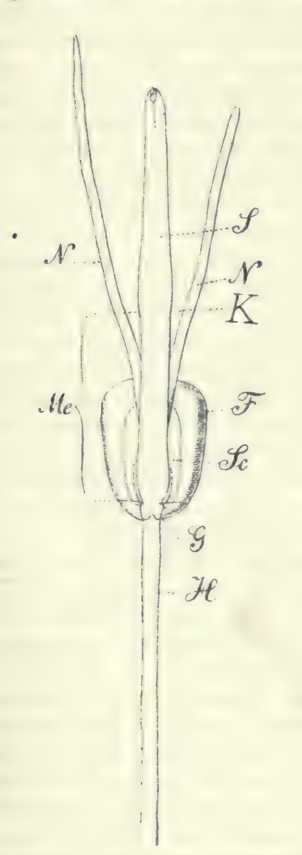


Fig. 403 *A*. Zea Mais, Keimpflanze, ca. 1½mal vergr. *H* Hauptwurzel, *G* „Coleorrhiza", *Sc* Scutellum, *F* Frucht, *Me* Mesokotyl, *K* erster Knoten, *S* Kotyledonarscheide (Coleoptile), *N* Nebenwurzeln.

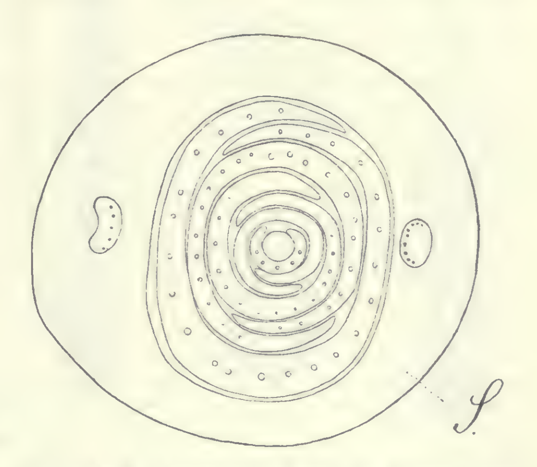


Fig. 403 *B*. Querschnitt durch die Knospe einer Keimpflanze von Zea Mais. *S* Kotyledonarscheide.

(auch äußerlich als kleine Anschwellung hervortretenden) Knoten *K*, unterhalb dessen ein Internodium (*Me*) sich befindet, das negativ geotropisch ist. Man sieht ferner das Scutellum (*Sc*) sich deutlich an der Oberfläche der Frucht (*F*) abheben, bei *G* ist die „Coleorrhiza". Die anatomischen Verhältnisse sprechen hier scheinbar dafür, daß Scutellum und

---

[1]) Sie kann übrigens, wenn die Keimung bei Lichtzutritt vor sich geht, bei manchen Gräsern auch, wenngleich nicht sehr stark, ergrünen.

Coleoptile selbständige Blätter sind. Das Scutellum erhält an seiner Ansatzstelle an das „Internodium" (ein sich im Scutellum verzweigendes) Leitbündel, die Coleoptile deren zwei, die vom Knoten *K* abgehen. Das „Internodium" *Me* zeigt freilich einen anderen Bau als die späteren Internodien, es hat nicht wie diese über den Querschnitt zerstreute Leitbündel, sondern einen von der Endodermis umschlossenen Leitbündelcylinder. Bei anderen Gräsern liegen dagegen auch in anatomischer Beziehung die Verhältnisse denen von Carex entsprechend.

In Fig. 404 *II* ist ein Längsschnitt durch den Embryo von Zizania aquatica abgebildet. Es ist hier schon im Samen eine Struktur vorhanden, die offenbar sich direkt an die bei der Keimung von Carex geschilderten Verhältnisse anschließt. Wir sehen zwischen Coleoptile und Scutellum ein „Mesokotyl" entwickelt. In diesem verlaufen zwei Gefäßstränge (*p*, *p*), von denen der eine den Leitbündelcylinder des Mesokotyls darstellt. Der andere stammt aus dem Scutellum, läuft im Mesokotyl nach oben [1]), giebt dort zwei Zweige ab, welche in die Coleoptile gehen, und setzt sich mit dem Mesokotylbündel in Verbindung; ebenso ist es bei Oryza sativa, Phalaris canariensis und in anderen Fällen. Wo kein Mesokotyl vorhanden ist, sind die Verhältnisse des Leitbündelverlaufes wesentlich dieselben, d. h. Scutellum und Scheide stehen miteinander in direkter Verbindung, die Coleoptilbündel können als Zweige des in das Scutellum eintretenden betrachtet werden. Wenn die Coleoptile sich stark streckt, erhalten wir die bei Zizania angeführten Verhältnisse, das Mesokotyl ist wie bei Carex kein Internodium, sondern ein Knoten. Wo wie bei Zea die anatomischen Verhältnisse abweichen, fragt es sich, ob das nicht nur scheinbar der Fall ist. Aber auch wenn wirklich hier anatomische Gründe (auf die, weil sie hier von Bedeutung sind, ausnahmsweise eingegangen wurde) nicht geltend gemacht werden

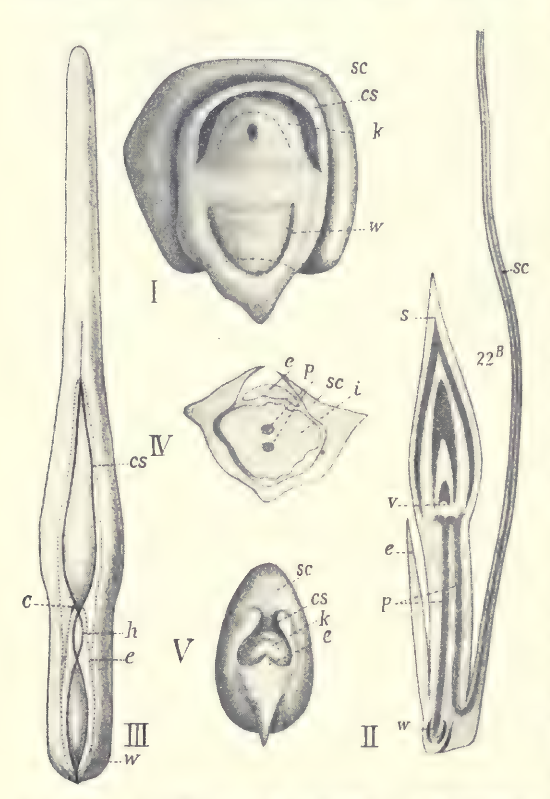


Fig. 404. *I* Berchtholdia bromoides, Außenansicht des Embryos, *sc* Scutellum, *cs* scheidenförmige Basis (= Ligularbildung) desselben, *k* coleoptile ($44/_1$). *II* Zizania aquatica, Längsschnitt des Embryos, *e* Epiblast. *III* Embryo derselben Pflanze (nach SCHLICKUM). *IV* Querschnitt, welcher das Scutellum das Mesokotyl (*i*, mit den Gefäßbündeln *p*), den Epiblast (*e*) getroffen hat. *V* Fast reifer Embryo von Oryza sativa in Flächenansicht ($22/_1$). (*I*, *II*, *IV*, *V* nach BRUNS).

[1]) Er kehrt dementsprechend seinen Gefäßteil nach außen, seinen Siebteil nach innen, was der normalen Orientierung (aber nur scheinbar) widerspricht.

könnte, so kann man doch hier eine andere Deutung als bei den übrigen Gräsern nicht annehmen.

Die Entwicklungsgeschichte kann bei den eigenartigen Verhältnissen, wie sie bei Embryonen sich finden, zwar nicht in dem Maße von Bedeutung sein, wie sonst, immerhin widerspricht sie nicht der Auffassung, daß die Coleoptile ein der „Kotyledonarscheide“ anderer Monokotylen entsprechender Auswuchs des Kotyledons, also des Scutellums, ist. In Fig. 405 ist ein halbreifer Embryo von Hordeum hexastichum dargestellt. Die Coleoptile entsteht an der Basis des Scutellums, greift aber rings herum und ist jetzt eine oben nur durch eine enge Mündung sich öffnende Kuppel, ähnlich der, die in Fig. 372 für Caltha palustris abgebildet ist. Ähnlich wie diese Axillarstipel dient sie als Knospenschutz, außerdem aber, wie wir gesehen haben, bei der Keimung und ist demgemäß kräftiger entwickelt und gebaut. Daß außerdem der Basalteil des Kotyledons noch vielfach scheidenförmig (Fig. 404; *I*, *V*) ausgebildet ist, dürfte eben damit zusammenhängen, daß die Coleoptile hier eine weitere Funktion mit übernommen hat. Axillarstipeln können, wie wir oben (p. 563) sahen, auch an der scheidenförmigen Blattbasis stehen. Den bei den Gräsern sonst vorhandenen Ligularbildungen gegenüber wird die Coleoptile früher angelegt und der Ort ihrer Anlegung steht damit in Verbindung, daß der Kotyledon als Saugorgan im Samen bleibt.

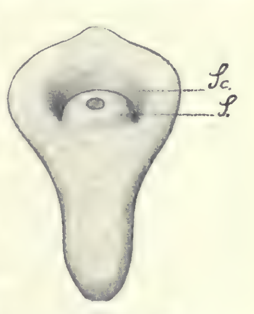


Fig. 405. Halbreifer Embryo von Hordeum hexastichum. *Sc* Scutellum, *S* Kotyledonarscheide. (Vergr.)

Ist die oben wiedergegebene Auffassung richtig, so kann auch der Epiblast kein rudimentäres Blatt sein; er ist zweifelsohne eine Schutzeinrichtung für den Embryo, ähnlich wie wir sie oben für die „Ligula“ der Palmblätter und Gräser kennen gelernt haben; ob wir ihn als Wucherung der scheidigen Kotyledonarbasis bezeichnen (wozu z. B. das in Fig. 404 *V* abgebildete Verhalten von Oryza stimmen würde) oder als eine selbständig entspringende Bildung auffassen wollen, scheint mir von keinem großen Belang, jedenfalls deckt er die von der Kotyledonenscheide nach außen offen gelassene Lücke. Es ist ein Vorteil der oben kurz dargelegten Deutung des Grasembryos, daß nunmehr eine einheitliche Auffassung der Organbildung am monokotylen Embryo erzielt ist.

Rückblick. Bei den Kotyledonen ergiebt sich aus der vorstehenden Darstellung, daß wir die Beziehungen zwischen Form und Funktion im großen und ganzen übersehen können, dagegen sind wir über die Bedingungen für die Gestaltung meist noch im unklaren.

5) In mannigfacher Weise können die Blätter als Kletterorgane verwendet werden, bald mit, bald ohne Umänderung ihrer ursprünglichen Gestalt. In Europa treten von Blattkletterern fast nur die mit Blattranken versehenen auf, anderwärts finden wir eine größere Mannigfaltigkeit. Von Interesse ist, zu sehen, wie manche Pflanzen Blattorgane zum Klettern verwenden, die ursprünglich zu ganz anderen „Zwecken“ gebildet wurden. Drosera macrantha, welche ich in Westaustralien fand, besitzt einen dünnen Stamm, der eine Länge von fast 1 m erreichen kann. Er wird in den systematischen Werken als „windend“ beschrieben, ist dies aber nicht. Vielmehr kleben sich die Blätter (die sehr langgestielt sind) mit ihren äußeren, zurückgebogenen (eigentlich für Insekten-

fang eingerichteten) Tentakeln an Sträuchern fest, die Blattfläche liegt mit der Unterseite der Zweigoberfläche an, und die nach unten zurückgebogenen, ein klebriges Sekret absondernden Tentakeln leimen das Blatt fest.

Wir lassen die Pflanzen, bei denen die Blätter beim „Spreizklimmen" behilflich sind, außer acht[1]) und beschäftigen uns hier nur mit denen, deren Blätter eine mehr oder minder tiefgreifende Umbildung erfahren und zwar entweder zu „Haken" oder zu Ranken.

1) Hakenblätter. Es handelt sich dabei um hakenförmig gekrümmte Blätter oder Blattteile, welche auch, nachdem sie eine Stütze gefaßt haben, keine weiteren Veränderungen mehr erfahren.

a) Pteridophyten. Hier wäre zu nennen Lycopodium volubile, eine Art, die in Java bis hoch in die Baumkronen klettert. Die Hauptsprosse sind radiär beblättert, und jedes der Blätter wächst an seiner Basis über die Anheftungsstelle hinaus (ist also eigentlich schildförmig). Der stumpfe, von der Sproßoberfläche abstehende basale Fortsatz dient als, freilich nicht sehr vollkommener, Kletterhaken, die Blattbildung stimmt im wesentlichen mit der von Asparagus plumosus (Fig. 343) überein. Die Auszweigungen höherer Ordnung klettern nicht, sie sind als dorsiventrale Flachsprosse ähnlich den auf p. 89 von Lycop. complanatum beschriebenen und abgebildeten entwickelt.

b) Dikotylen. Durch Blätter mit hakenförmig gebogenen Enden klettert z. B. Stylidium scandens, ferner sind bei manchen Peireskia-Arten



Fig. 406. Sproßstück von Bignonia albo-lutea (nach A. Mann). Die zwei unteren Blätter sind dreiteilig, die zwei oberen zeigen statt des Endblättchens eine dreiteilige Ranke.

einzelne Dornblätter als Kletterhaken entwickelt. Auf das Verhalten von Quisqualis wurde im allgemeinen Teile (p. 6) schon hingewiesen. An den Langtrieben gestalten sich die Stiele wohl entwickelter Blätter,

[1]) Es gehören dahin u. a. die des in Fig. 358 abgebildeten Rubus squarrosus.

deren Blattspreite als solche funktioniert, zu Haken, die noch stehen bleiben, wenn die Blattspreite schon abgeworfen ist, ein lehrreiches Beispiel von zeitlichem Funktionswechsel.

Andere Dikotylen zeigen einen Übergang von der Hakenbildung zur Rankenbildung, indem sie die Blattspreite zu einem gekrümmten Haken ausbilden, der zum Festhaften dient, den Blattstiel zur Ranke. Starke Krallenhaken haben manche Bignoniaceen, z. B. Bignonia unguis, weniger stark entwickelt sind diese z. B. bei Bignonia albo-lutea (Fig. 406, 407), wo die Entwicklungsgeschichte (ähnlich wie die unten von Cobaea anzuführende) zeigt, daß der Haken aus der Blattspreite hervorgegangen ist, die in rudimentärer Weise an jungen Ranken noch sichtbar ist (Fig. 407).

c) Monokotylen. Auf die durch den unteren Teil der schildförmigen Blätter von Asparagus plumosus gebildeten Kletterhaken wurde früher schon hingewiesen (p. 529). Größer sind die Kletterhaken mancher Palmenblätter. Bei Chamaedorea desmoncoïdes sind die Fiedern des Blattes so zurückgekrümmt, daß sie mit der Rhachis einen nach oben stumpfen Winkel bilden und so dem Blatte als Haken



Fig. 407. Bignonia albo-lutea. Junge Ranke, schwach vergr. Am Ende jedes Rankenzweiges wird eine (rudimentär bleibende) Blattspreite angelegt. (A. Mann.)



Fig. 408. Blatt von Desmoncus sp. Übergang der Blattfiedern in Haken, stark verkleinert.

dienen können. Sie sind aber noch Assimilationsorgane, während an den Blättern von Desmoncus (Fig. 408), einer anderen Kletterpalme, die oberen Blattfiedern zu Haken umgestaltet sind, die nur noch als Kletterorgane dienen; ihren Ursprung aus Blattfiedern kann man schon aus den Über-

gangsbildungen zwischen Haken und Blattfiedern erkennen. Auch hier also die so oft wiederkehrende Umbildungsreihe, die mit vollständigem Funktionswechsel und frühzeitiger Umbildung schließt.

Nicht mit den oben angeführten Kletterorganen zu verwechseln sind diejenigen der Calamus-Arten, der bekannten Rotangpalmen. Die eine Länge von 10 m und mehr erreichenden Kletterorgane sind mit krallenähnlichen, stark verkieselten Haken besetzt, die nicht aus einer Umbildung von Blattfiedern entstehen, sondern hochentwickelte Stachelbildungeu (wie bei der Brombeere etc.) darstellen. Die langen Träger dieser Krallen sind entweder umgebildete Inflorescenzen oder entspringen der verlängerten Rhachis des Blattes.

2) R a n k e n. Nur in verhältnismäßig seltenen Fällen vereinigen die Blätter zugleich die Funktion als Assimilationsorgane und als Ranken, ohne Gestaltveränderung, d. h. es sind Teile des Blattes (der Blattstiel bei Tropaeolum-Arten, Maurandia, Solanum jasminoides u. a., die Blattspindel bei Clematis-Arten) für Kontakt reizbar und infolge dessen imstande, sich um eine Stütze zu wickeln. Gewöhnlich finden wir, daß auch hier eine Arbeitsteilung eintritt und ein Teil der Blätter oder (bei zusammengesetzten Blättern) der Teilblättchen n u r als Ranken ausgebildet ist, während die ursprüngliche Funktion schließlich ganz und gar zurücktritt. Es fehlt nicht an Beispielen, wo wir diesen Vorgang in der Entwicklung der E i n z e l p f l a n z e sich abspielen sehen. Als besonders interessant mag hier der Fall von Corydalis claviculata, den DARWIN[1]) näher beschrieben hat, angeführt sein, weil diese Pflanze im Verlaufe ihrer Entwicklung eine allmähliche Umbildung der Blatt- in Rankenorgane zeigt. Im Jugendstadium trägt die Pflanze gewöhnliche Blätter, deren sämtliche Teilblättchen also auch wirklich als Blättchen ausgebildet sind (das Blatt ist doppelt gefiedert). Bei den auf diese Blätter weiter nach oben folgenden ist die obere Partie des Blattes resp. der Blattspindel dünner und länger als der untere Teil. Die Fiedern der Teilblättchen, welche an diesem rankenartig verlängerten Teile sitzen, sind an Größe sehr reduziert, oft fast bis zur Unkenntlichkeit verkümmert, wobei übrigens alle Zwischenstufen bis zu den normalen Blättchen sich finden. Nicht selten ist auch an allen endständigen Teilblättchen des Blattes jede Spur von Fiederblättchen verschwunden, und die ersteren erscheinen dann als vollkommene Ranken. Dasselbe können wir bei

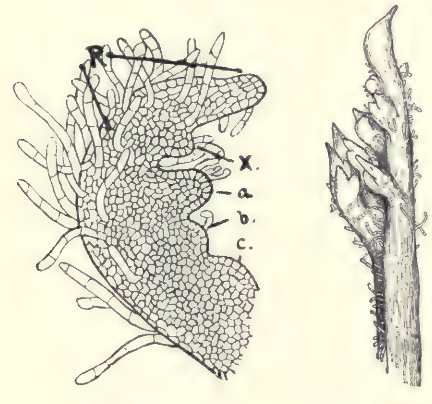


Fig. 409. Fig. 410.

Fig. 409. Junges Blatt von Cobaea scandens. Der mit *R* bezeichnete obere Teil gestaltet sich zur Ranke (nach A. MANN). *a*, *b*, *c* Fiederblättchen, *x* Anlage des untersten Rankenzweiges. (Vergr.)

Fig. 410. Junge Ranke (oberer Blattteil) von Cobaea scandens (nach A. MANN). Die Verzweigungen der Ranke werden ganz wie Blattfiedern angelegt, die (hier noch kaum sichtbaren) Stiele der Teilblättchen strecken sich später zu Rankenarmen. (Schwächer vergr. als Fig. 409.)

[1]) Kletterpflanzen (Deutsche Überseztung, p. 94).

Adluhmia cirrhosa wahrnehmen. Auch hier ist das Blatt nur in seinem oberen Teil als Ranke ausgebildet, unten ist es für Berührung nicht reizbar. In dem Rankenteil des Blattes aber sind die Spreiten der Teilblättchen zwar an Größe sehr reduziert, aber noch deutlich wahrnehmbar, die Stiele der Teilblättchen sind es, die als Kletterorgane dienen.

Was hier nur makroskopisch wahrnehmbar ist, zeigt sich in anderen Fällen nur noch bei Verfolgung der Entwicklungsgeschichte, wie dies zuerst für Cobaea scandens nachgewiesen wurde[1]).

Die prachtvolle Ranke dieser Pflanze geht aus dem Endteil des gefiederten Blattes hervor, die Rankenarme sind an ihren Enden mit kleinen umgebogenen Krallen versehen, mittels deren die Cobaeasprosse auch an Baumrinden, Felsen u. s. w. eine Strecke weit emporklettern können. Die Entwicklungsgeschichte (vgl. Fig. 409) zeigt nun, daß diese Krallen die sehr klein bleibenden, verkümmernden (bezw. umgebildeten)

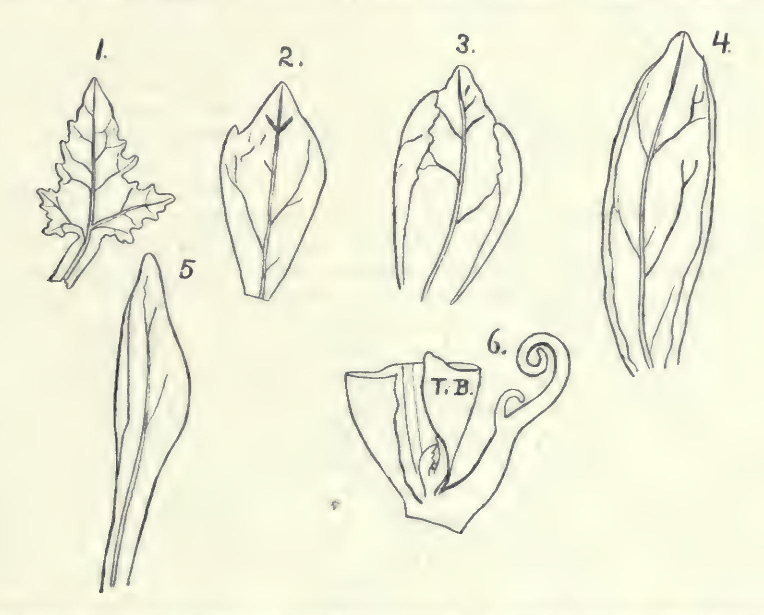


Fig. 411. Benincasa cerifera, *1—5* Vorblätter (vergr.), 5 (stark gestrecktes Vorblatt) bildet einen Übergang zu einer Ranke. In *6* ist ein Teil des Tragblattes (*T. B.*) mit dargestellt, die Ranke zweiarmig. (Nach A. Mann.)

Blattspreiten von Teilblättern sind, die Ranken also die Blattstiele darstellen, die Entwicklung der Rankenarme stimmt ganz mit der der Blättchen in den ersten Stadien überein, nur daß eben bei der Rankenbildung im oberen Blatteil eine reichere Verzweigung eintritt und die Spreitenanlagen der Teilblättchen frühzeitig stehen bleiben. Ähnlich ist es bei Bignonia- (Fig. 406, 407) und Eccremocarpus-Arten.

Nicht in allen Fällen gehen aber die Ranken aus Blattstielen (resp. den Stielen von Teilblättchen) hervor, sie können sich auch aus der frühzeitigen Streckung der ganzen Blatt- resp. Teilblattanlage bilden, wobei es also zur Anlegung einer Spreite nicht mehr oder doch nur andeutungsweise kommt. So ist es, so weit meine Erfahrungen reichen, bei Leguminosen

[1]) Goebel, Vergl. Entwicklungsgeschichte, p. 431, A. Mann, a. a. O.

und Cucurbitaceen und Tropaeolum tricolorum (p. 42), bei ersteren ist es, wie in anderen Fällen, das Ende des Blattes, das sich zur Ranke umbildet (vgl. p. 140). Übrigens lassen sich bei Pisum die Rankenanlagen durch Entfernung aller Blätter und Teilblätter der Pflanzen teilweise auch künstlich „verlauben" (wie mit A. MANN ausgeführte Versuche zeigten), d. h. zur Ausbildung als Blättchen nötigen, was ganz dem oben (p. 577) angeführten Verhalten der Niederblätter entspricht.

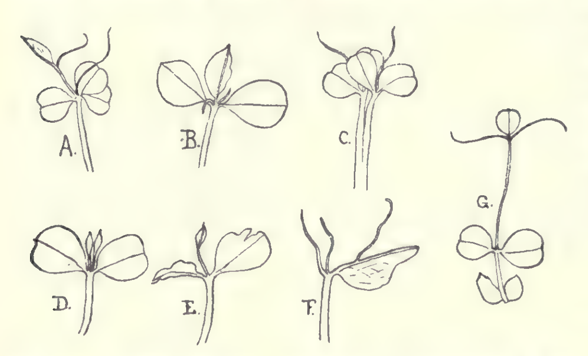


Fig. 412. Pisum sativum, künstliche „Vergrünung" der Ranken (nach A. MANN). Bei *G* auch die Nebenblätter gezeichnet.

Eine besondere Besprechung erfordert die Rankenbildung der Cucurbitaceen, die seit langer Zeit eine „crux interpretum" gewesen ist. Auf die umfangreiche Litteratur hier einzugehen, würde kaum von Interesse sein, zumal jetzt die Frage meiner Ansicht der Hauptsache nach als entschieden zu betrachten ist [1]). Es giebt bei den Cucurbitaceen einfache und verzweigte Ranken. Die einfachen Ranken sind die umgebildeten Vorblätter von Axillarsprossen. Dies wurde aus dem Grunde lange nicht erkannt, weil gewöhnlich neben einem Achselsproß nur eine Ranke auftritt, und die Vorblätter der Dikotylen doch normal in Zweizahl, rechts und links vom Achselsproß sich vorfinden. Allein auch bei Cucurbitaceen finden wir die Zweizahl der Vorblätter an Keimpflanzen nicht gerade selten, so namentlich bei Benincasa, wo sie auch späterhin noch sichtbar sind, während sie bei anderen Cucurbitaceen nur an Keimpflanzen aufzutreten pflegen (so bei Coccinia indica, wo sie sich ziemlich lange erhalten, man findet hier wie bei Momordica balsamina Übergänge der Vorblätter zu den Ranken). Übrigens verhalten sich die Keimpflanzen einer und derselben Art ungleich, die einen haben Vorblätter, bei den anderen fehlen sie. Verfolgt man die Entwicklung der Keimpflanzen von Benincasa, so sieht man an den ersten Axillarknospen ein oder zwei, später regelmäßig zwei Vorblätter, von denen eines zur (zunächst rudimentären) Ranke umgebildet ist, gelegentlich unterbleibt auch diese Umbildung. An diesen Ranken zeigt die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte in den Jugendstadien nicht selten deutlich die Anlage einer Blattspreite (was, wie ich schon früher hervorhob, auch bei anderen Cucurbitaceen öfters beobachtet werden kann), die aber durch die Streckung bei der Rankenbildung an der fertigen Ranke nicht mehr zu erkennen ist. Das andere Vorblatt [2]) war selten laubblattartig (Fig. 411, *1*), meist ungegliedert (wobei aber die Entwicklungsgeschichte noch Spuren der Gliederung aufweist), kahnförmig (Fig. 411, *4*), tief grün, gelegentlich bringt es einen Axillarsproß hervor. Später treten verzweigte Ranken auf, sie dürften auf ähnliche Weise entstehen wie die unten von

[1]) Trotzdem als irrig erwiesene Deutungen auch jetzt noch wiederholt werden, so z. B. die Meinung, die Ranken seien Stipulae von LUBBOCK a. a. O., p. 214.

[2]) Auch bei den Keimpflanzen von Cyclanthera finde ich nicht selten zwei Vorblätter.

Cucurbita erwähnten [1]). Zunächst sei Cucumis sativa kurz geschildert. Wir sehen hier in der Blattachsel eine Blüte, neben derselben einen vegetativen Sproß und neben diesem eine Ranke. Wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, ist der eigentliche Achselsproß des Laubblattes die Blüte, an der nur ein, zur Ranke umgewandeltes Vorblatt steht. Diese Stellung hängt damit zusammen, daß überhaupt am Blatte die „anodische" Seite gefördert ist, d. h. die, welche dem Vegetationspunkt zugekehrt ist, wenn man sich die



Fig. 413. Pilogyne suavis, Sproßstück, neben jedem Blatte steht eine entwickelte und eine verkümmerte Ranke.

Blätter durch eine Schraubenlinie verbunden denkt [2]). Bei Pilogyne suavis finden wir auch auf der kathodischen Seite der Blattachsel eine Ranke, die aber viel kleiner ist, als die auf der anodischen Seite stehende (Fig. 413), offenbar genügt zum Klettern je eine axillar stehende Ranke, die Pflanze hebt sich an der Stütze empor, wie ein Turner, der, frei

[1]) Gelegentlich ist ein Rankenarm laubblattartig ausgebildet, oder es findet sich eine Blüte an der Ranke. Hier hat sich der sonst zur Bildung des zweiten Rankenarmes (vergl. Fig. 329, *III*) ganz aufgebrauchte. Vegetationspunkt des Achselsprosses der ersten Ranke dann zur Blüte entwickelt.

[2]) Dabei ist vorausgesetzt, daß die Blätter nicht genau quer, sondern mit dem „anodischen" Rande etwas höher inseriert sind, auch die Axillarknospe steht nicht genau vor der Blattmitte.

schwebend an einer Leiter emporkletternd, abwechselnd den rechten und den linken Arm gebraucht (wie ja auch bei den Sproßranken von Ampelopsis die Rankenarme abwechselnd rechts und links gestellt sind).

Es ist auch bei anderen Cucurbitaceen anzunehmen, daß die Ranken umgebildete Blätter sind, und zwar die einfachen Ranken die Vorblätter der Achselsprosse (wobei normal nur ein Vorblatt entwickelt, das andere fehlgeschlagen ist), die „verzweigten Ranken“ aber Sprosse, die zu Ranken umgebildete Blätter tragen. Die Gründe für diese Auffassung sind 1) entwicklungsgeschichtliche: a) wir sehen, daß die Ranke zu dem Achselsproß gehört, neben welchem sie steht; b) wir können bei den Keimpflanzen das Auftreten von Vorblättern mehrfach noch verfolgen, und bei Benincasa ist auch später außer der Ranke noch ein Vorblatt vorhanden; c) die Entwicklungsgeschichte der Einzelranke zeigt in vielen Fällen deutlich die direkte Umbildung einer Laubblattanlage in eine Ranke: es wird die Blattspreite noch angelegt, aber nur in rudimentärem Zustand, sie entwickelt sich nicht wie sonst in die Breite und die ganze Ranke wächst bedeutend in die Länge (wobei manche auch ein embryonales Spitzenwachstum zeigen, das viel länger andauert als das der Laubblätter.

Diese Auffassung der Cucurbitaceenranken steht nicht ganz im Einklang mit den neuerdings von O. MÜLLER[1]) auf Grund anatomischer Untersuchung geäußerten Ansichten. Danach sollen bei einigen Cucurbitaceen, welche sowohl einfache als verzweigte Ranken tragen (z. B. Cyclanthera pedata, explodens, Tladiantha, sowie bei Bryonia, Coccinia, Momordica, welche nur einfache Ranken haben), bei den letzteren die Basis (der nicht reizbare Teil) eine Sproßachse, der obere Teil der Ranke eine „Blattspindel“ sein (der Autor sagt nicht, was er sich darunter vorstellt, die neuere anatomische Schule hält es ja nicht für erforderlich, klare morphologische Vorstellungen zu haben), während bei Cucumis auch der untere Teil der Ranke die Struktur einer Blattspindel hat. Dazu ist zu bemerken: 1) Anatomische Verhältnisse allein können bei Entscheidung morphologischer Fragen niemals ausschlaggebend sein. Es giebt Sprosse, welche wie z. B. die Phyllocladien von Asparagus medeoloïdes ganz die Struktur von Blättern, Blätter, welche ganz die Struktur von Sproßachsen haben. 2) Bei manchen der oben genannten Pflanzen, z. B. bei Momordica balsamina, finden sich unzweifelhafte Übergänge zwischen Vorblättern und Ranken. 3) Es ist zwar denkbar, daß bei der Rankenbildung „terminale Blätter“ entstehen, d. h. der Vegetationspunkt eines Sprosses zur Bildung einer Ranke ganz aufgebraucht wird, und thatsächlich scheint ein solches Verhalten bei Bildung der verzweigten Ranken von Benincasa cerifera vorzukommen. Aber als sichergestellt könnte dieser Vorgang nur auf Grund sorgfältiger entwicklungsgeschichtlicher und vergleichender Untersuchungen betrachtet werden, was freilich weniger leicht ist, als die landläufige Querschnitts-Anatomie. — Eine experimentelle „Vergrünung“ der Ranken der Cucurbitaceen ist bis jetzt noch nicht gelungen.

Spiralig verzweigte „Ranken“ finden wir bei Cucurbita. Hier haben wir es zu thun mit einem Axillarsproß der einfachen Ranke (die an ihrem Achselsproß hinaufgewachsen ist), dieser Achselsproß bringt eine Anzahl weiterer zu Ranken ausgebildeter Blätter hervor.

---

[1]) O. MÜLLER, Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen, COHN's Beitr. zur Biologie, 4. Bd., p. 97. — Die Litteratur ist in dieser Abhandlung lückenhaft und teilweise unrichtig angeführt, so z. B. wenn behauptet wird, EICHLER habe die Cucurbitaceenranken als umgebildete Nebenblätter betrachtet.

Die „Ranken“ des Gartenkürbisses bestehen also aus einem Stiele und einer Anzahl vom Gipfel desselben ausstrahlender Arme. Letztere stehen am Stiele spiralig, nicht selten tritt diese Spiralstellung durck Streckung der Internodien des Stieles hervor, und man findet dann einzelne Ranken an der Basis des Stieles. Bei den Keimflanzen unterbleibt anfangs die Streckung des Rankenträgers, es leuchtet ein, daß diese vorteilhaft ist, um die Ranken möglichst weit emporzuheben und das Fassen einer Stütze zu erleichtern. Jeder Rankenarm ist ein umgewandeltes Blatt, der Rankenträger aber die Sproßachse, welche die Ranken trägt. An von mir beobachteten Rankenträgern, wie ich die zusammengesetzte Ranke nennen will, hatte jeder Rankenarm eine Axillarknospe, die sich auch nicht selten zur Blüte entwickelte, und in einzelnen Fällen waren die Rankenträger zu Sprossen geworden, an welchen die Ranken nach oben hin in Blätter übergingen, oft in der Art, daß nur die eine Hälfte der Blattlamina ausgebildet war, während die andere fehlte und der Mittelteil des Blattes sich über die Blattfläche hinaus in Form einer kleinen Ranke verlängerte. Gewöhnlich aber bleibt der Vegetationspunkt der Sproßachse, an der die Ranken inseriert sind, nach Anlegung derselben stehen und dieselben strahlen dann scheinbar von einem Punkte aus. Daß der Rankenträger samt Ranke nicht als einzelnes Blatt aufgefaßt werden kann, ist klar. Spiralig stehende Sprossungen an einem Blatte kennen wir nicht, und außerdem läßt sich damit auch der Aufbau der fertigen Ranke in Fällen wie der oben beschriebene, absolut nicht in Einklang bringen.

Die teratologischen Erscheinungen (die bei den Ranken der Cucurbitaceen, namentlich der kultivierten, nicht selten sind, sind übrigens mit Vorsicht zu benützen, so erwähnt DARWIN einen von Holland beobachteten Fall, in dem scheinbar einer der kurzen Stacheln der Frucht zu einer Ranke ausgewachsen war. In Wirklichkeit handelte es sich hier aber offenbar darum, daß eine Ranke mit einer Frucht verwachsen war.

Unklar sind die Verhältnisse bei den Zanonieen; ich führe von den früher (1885) in Java gemachten Notizen nur an, daß hier gabelig verzweigte Ranken sich finden, deren beide Arme zu langen Haftscheiben werden (Fig. 414, *I*), während der untere Teil sich später schraubenförmig einkrümmt. An der Keimpflanze sind die Primärblätter zu kleinen Schüppchen verkümmert. In der Achsel der beiden untersten finden sich (wenigstens zunächst) ruhende Knospen mit zwei Vorblättern. Weiter oben findet sich in der Blattachsel eine zweiarmige „Ranke“, deren Arme auch ohne Berührungsreiz zu Haftscheiben

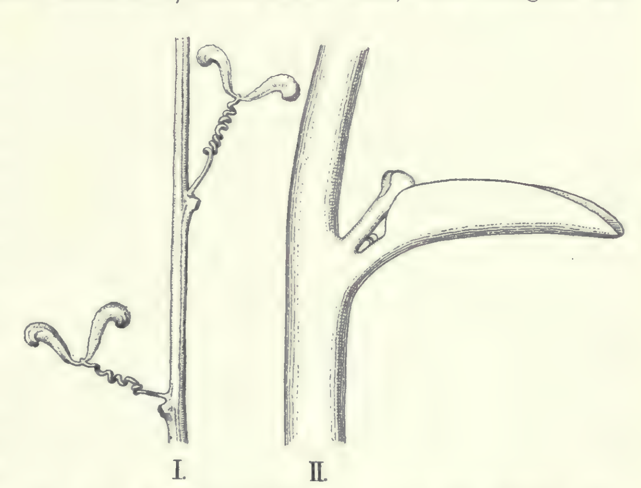


Fig. 414. *Zanonia macrocarpa.* *I* Stück eines Sprosses (verkl.) mit axillaren Ranken (Stützblätter abgefallen). *II* Sproßstück einer Keimpflanze, in der Achsel des Blattes eine Ranke und eine Knospe.

anschwellen (Fig. 414), und neben der Ranke eine Achselknospe. Zwischen beiden Rankenarmen war kein Vegetationspunkt sichtbar.

Die Beispiele, die oben für Rankenbildung gegeben wurden, waren den Dikotylen entnommen. Bei Monokotylen ist Rankenbildung selten. Die von Smilax wurde früher schon kurz besprochen. Bei Gloriosa und Littonia dient die verschmälerte Blattspitze der einfachen Blätter als Ranke[1]). Sie wird schon früh angelegt, man könnte sie als eine umgebildete „Vorläuferspitze" bezeichnen, denn für die Vermutung, an die man auch denken könnte, daß die Blattspreite hier eigentlich zur Ranke umgebildet, der Blattgrund (der aber ganz allmählich in jene übergehen würde) ähnlich wie etwa bei Nepenthes spreitenartig ausgewachsen sei, lassen sich weder aus der Keimungsgeschichte noch sonst, soweit ich sehen kann, irgendwie triftige Gründe anführen.

Die Art und Weise, wie die Umbildung von Blättern oder Blattteilen zu Ranken stattgefunden hat, läßt sich nach dem obigen deutlich wahrnehmen. Zu ermitteln wäre, welche Faktoren bei den Ranken, die eine starke Umbildung der Blätter darstellen, in Betracht kommen. Daß die Blattfläche um so mehr reduziert ist, je länger gestreckt die Ranke ist, ist ohne weiteres klar, ebenso der Vorteil, welcher sich für das Auffinden einer Stütze aus der langgestreckten Gestalt der Ranken ergiebt — ein weiteres Ausgreifen und eine längere reizbare Strecke. Bei den Ranken, die aus dem Stiel verkümmernder Blättchen hervorgehen, könnte man die Verkümmerung der Spreiten auf Korrelation zurückzuführen suchen, aber diese Vermutung wird dadurch wenig wahrscheinlich, daß, wie wir sahen, auch die ganze Blattanlage zur Ranke sich strecken kann. Vielleicht kommt als eines der verursachenden Momente für die Rankenbildung in Betracht, daß, wenn wir ausgehen von für Reibungsreize empfindlichen aber nicht umgebildeten Blättern, eben durch die Verwendung derselben zu Kletterorganen Störungen in der sonstigen Thätigkeit (Assimilation etc.) eintraten, welche eine Reduktion der Spreitenbildung und in Verbindung damit eine Verlängerung des zur Ranke sich gestaltenden Blattteiles zur Folge hatten.

6) Blattdornen. Die Verdornung der Blätter kann auf verschiedene Weise und in verschiedenem Maße erfolgen. Ein Beispiel[2]), in welchem die Verdornung verhältnismäßig spät erfolgt, wurde für die Blätter einiger Papilionaceen schon früher (p. 6) angeführt. Arten von Astragalus, z. B. A. horridus, A. tragacantha u. a., und Carragana, die an trockenen Standorten leben, besitzen gefiederte Blätter. Die Fiederblättchen (die, ihrem isolateralen Bau entsprechend, an den natürlichen Standorten gewöhnlich offenbar Profilstellung einnehmen) fallen ab, die Blattspindel bleibt stehen und verdornt, bei einer anderen Leguminose, Cicer subaphyllum, laufen die Blattspindeln in eine hakenförmige Dornspitze aus, und auch die Fiederblättchen sind zu Dornen umgebildet[3]). Auf andere Weise kommen verzweigte Dornen aus Umbildung einfacher, ungeteilter Laubblätter zustande. So bei Berberis, wo an den Langtrieben die

---

[1]) Das Blatt gleicht so dem in Fig. 99 *II* abgebildeten Primärblatt von Lathyrus Clymenum.

[2]) Es wurde darauf schon in der Abhandlung: Beitr. zur Morph. und Physiologie des Blattes (Bot. Zeitung, 1880) hingewiesen.

[3]) Vergl. die Abbildung bei Reinke, Jahrb. f. wiss. Bot., 30. Bd., Heft 4.

Blätter zu Dornen umgebildet sind. Die bekannten Übergangsstufen zeigen, daß die Blattspreite allmählich am Rande immer tiefer eingeschnitten wird (während sie an Breite abnimmt), indem einzelne der Randzähne (die aber in geringerer Zahl als am Laubblatt auftreten) sich bedeutend entwickeln. Dabei wird dann statt des Assimilationsparenchyms vorwiegend Sklerenchym entwickelt.

Auf je früherem Entwicklungsstadium die Verdornung vor sich geht, desto mehr ist also das assimilierende Blattgewebe reduziert und desto mehr überwiegt das Sklerenchym.

In großem Maße ist diese Verdornung von Blättern eingetreten bei vielen Kakteen, deren Dornen[1]) sehr verschiedener „morphologischer Wert“ zugeteilt worden ist. Die Dornen sitzen hier gewöhnlich in Büscheln auf sehr kurz bleibenden Sproßachsen, also auf Kurztrieben. Die in S. I von mir vertretene Auffassung, daß die Dornen umgewandelte Blätter seien, ist durch die Untersuchungen von GANONG[2]) durchaus bestätigt worden. Wir beschränken uns hier auf einige Angaben über die Dornenbildung der Opuntien. Eigentümlich ist schon die Anordnung der Dornen z. B. bei O. arborescens, wo sie alle auf der Außenseite des sie erzeugenden Vegetationspunktes, also dorsiventral entstehen. Daß die Dornen umgewandelte Blätter sind, ergiebt sich schon daraus, daß man alle Übergänge zwischen Dornen und Blättern antreffen und selbst künstlich hervorrufen kann. Wenn ein Achselvegetationspunkt von Opuntia aufhört, Dornen zu erzeugen und anfängt Blätter zu bilden, so ist der Übergang nicht plötzlich, sondern allmählich. Nach dem letzten Dorn kommt ein Gebilde, welches an der Basis blattähnlich ist, darauf ein noch blattähnlicheres. Beim nächsten tritt schon die Spur eines Gefäßbündels und einer Achselknospe auf, dann folgt ein Gebilde, welches nur an der Spitze dornähnlich ist und eine gut entwickelte Achselknospe hat und schließlich folgt ein typisches Blatt (GANONG, a. a. O.). Diese Entwicklung kann man auch künstlich hervorrufen, wenn man den Vegetationspunkt des dornenerzeugenden Kurztriebes durch Abschneiden des Hauptsprosses zum Austreiben veranlaßt. Daß an den noch unausgebildeten Dornen die Basis Blattcharakter annimmt, ist aus der basipetalen Blattentwicklung leicht verständlich, hier ist das Gewebe noch embryonal, während es am Scheitel schon verdornt ist. Was die Funktion der Dornen betrifft, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß sie Schutzorgane gegen Tiere darstellen. Damit ist nicht gesagt, daß die Verdornung durch Naturzüchtung hervorgerufen wurde, sie mag durch die Trockenheit des Standortes induziert sein. Tiere und Menschen meiden sorgfältigst ein Opuntia-Gebüsch, denn namentlich die kleinen stachelähnlichen Dornen, die mit Widerhaken besetzt sind und sehr leicht abbrechen (das Gewebe der Basis ist mit Ausnahme der zerbrechlichen Epidermis desorganisiert), sind außerordentlich unangenehm.

Blattdornen sind auch die Dornbildungen, die man bei mehreren Aurantieen-Gattungen, z. B. Citrus findet. Man hat sie früher ihrer Stellung wegen für Zweigdornen gehalten, man findet nämlich mehr oder

---

[1]) Starke, stechende Gebilde, die aus der Umwandlung von Sprossen oder Blättern hervorgegangen sind, bezeichnen wir als Dornen, nicht als Stacheln, letztere sind „Emergenzen“ (vergl. p. 15).

[2]) W. F. GANONG, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Biologie der Kakteen, Flora, 79. Bd. (Ergänzungsband zum Jahrg. 1894), p. 49 ff., wo auch die ältere Litteratur angeführt ist.

minder genau in den Achseln der Laubblätter bald einen, bald zwei Dornen, und neben oder zwischen ihnen eine bald ruhende, bald auswachsende Knospe. In Wirklichkeit ist aber letztere die eigentliche Achselknospe, deren erstes Blatt (oder deren zwei erste Blätter) verdornt sind[1]).

7) Nektarien. In Blüten finden sich eine Anzahl von Beispielen, daß Blumenblätter oder Staubblätter zu Nektarien umgebildet werden (z. B. bei Ranunculaceen, vergl. den Abschnitt über Blütenbildung). In der vegetativen Region ist die Umbildung von Nebenblättern zu Nektarien oben (p. 571) erwähnt worden; daß ganze Blattanlagen dieselbe Umbildung erfahren, ist bis jetzt nur für eine Anzahl von Kakteen bekannt. So bei einer Anzahl Opuntien (vergl. GANONG, a. a. O., p. 56) wo alle Übergänge von Dornen zu Nektarien vorkommen, die sich von den Dornen, abgesehen von der Nektarabsonderung, auch durch ihre Dicke und den Besitz eines Gefäßbündels unterscheiden, ähnlich ist es bei einigen Mamillarien. Man würde die kreiselförmigen, Honig absondernden Gebilde, die in den Achseln der Mamillen von Mamillaria macrothele und anderen Arten stehen, gewiß nicht für umgewandelte Blätter halten, wenn nicht die vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ergeben würde, daß sie das in der That sind.

B. Verzweigung und Arbeitsteilung der Sprosse.

§ 1. Verzweigung. Die Sprosse gehen hervor aus Knospen, in denen die Internodien noch kurz sind, die Blätter dicht gedrängt stehen. Hier findet unter dem Schutze der älteren Teile die Anlage der neuen Organe am Vegetationspunkt statt, einerseits die der Blätter, andererseits die der Seitensprosse. Nur bei einigen Pflanzen unterbleibt die Bildung von Seitensprossen am Stammscheitel ganz. So unter den Pteridophyten bei Ceratopteris, wo sie durch reichliche Bildung blattbürtiger Knospen ersetzt ist, bei Ophioglossum (das, wie wir sahen, sich durch wurzelbürtige Knospen vermehrt), bei Isoëtes (wo ausnahmsweise blattbürtige Knospen auftreten können, Fig. 415, vergl. GOEBEL, Über Sproßbildung auf Isoëtes-Blättern. Bot. Zeit., 1879) und den Marattiaceen mit knollenförmigem Stamm. Bei manchen Formen, welche für gewöhnlich unverzweigt sind, ist die Fähigkeit zur Verzweigung übrigens „latent“ vorhanden, wahrscheinlich indem Seitensproßanlagen vorhanden sind, die für gewöhnlich unentwickelt bleiben. So bei Baumfarnen. Dicksonia antarctica sah ich in Australien mehrfach mit mehreren „Köpfen“, deren Entwicklung offenbar durch Beschädigung der Hauptachse veranlaßt war, auch bei den Palmen, die — von Inflorescenzen abgesehen — sonst keine Seitensprosse bilden, tritt zuweilen, wenngleich selten vegetative Verzweigung ein, ganz ausgeschlossen ist diese wohl bei Welwitschia mirabilis. Die Art der Verzweigung ist bei Pteridophyten und Samenpflanzen durch die räumlichen Beziehungen zu den Blättern verschieden. Bei den Samenpflanzen ist die „axilläre Verzweigung“, d. h. der Ursprung eines Seitensprosses aus der Achsel eines Tragblattes, die (freilich keineswegs ausnahmlose) Regel. Bei den Pteridophyten besteht eine solche Beziehung ebensowenig wie bei den Moosen. Bei den Lycopodinen z. B. finden

---

[1]) Vergl. URBAN, Über die morphol. Bedeutung der Stacheln bei den Aurantieen. Ber. der D. Bot. Gesellsch., I, p. 313.

sich alle Übergänge von einer gabeligen Teilung des Sproßscheitels bis zur Bildung von Seitensprossen, die zwar nahe dem Scheitel angelegt werden, aber kleiner sind als die Sproßspitze der Hauptachse. Die Zweiganlagen stehen aber nicht in der Achsel einer Blattanlage, da sie diese an Größe bedeutend übertreffen, stehen sie über einer ganzen Anzahl derselben, wie z. B. die Untersuchung von Lycopod. clavatum zeigt. Ebensowenig entspringen die Seitensprosse der Equiseten in den Blattachseln, sie alternieren vielmehr mit den Zähnen der Blattscheiden. Auf die Verzweigungsverhältnisse der Farne sei hier nicht näher eingegangen.

Bei den Samenpflanzen sind es namentlich dorsiventrale Sprosse, welche eine abweichende Stellung der Seitenknospen zeigen (vergl. p. 77).

Die formale Morphologie war bestrebt, die Verzweigung der Samenpflanzen auf ein bestimmtes Schema zurückzuführen; PRINGSHEIM faßte z. B. die Verzweigung (auf Grund unzureichender Beobachtungen) als eine Teilung des Sproßvegetationspunktes auf, HOFMEISTER [1]) glaubte, daß die Seitensprosse stets höher am Vegetationspunkt ständen als die jüngsten Blätter, NAEGELI [2]) unterschied zwischen „akrogener" und „phyllogener" (axillärer) Verzweigung, und schrieb letztere den Equiseten und den Phanerogamen zu. In Wirklichkeit trifft keines dieser Schemata zu, die Verzweigung ist allerdings meist eine axillare, das Verhältnis zwischen Blatt und Achselsproß ist aber nicht überall daselbe.

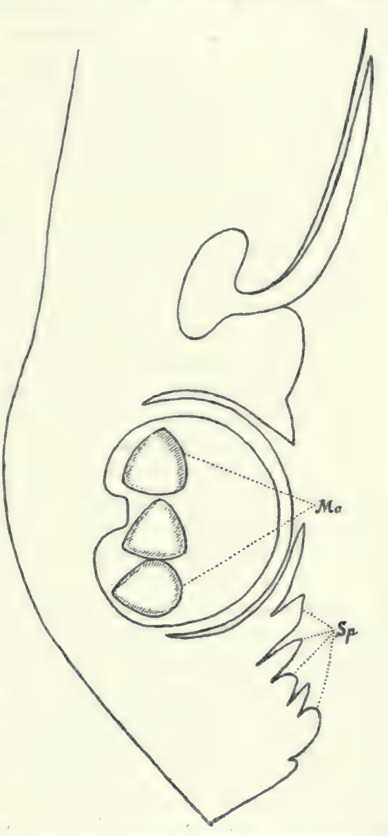


Fig. 415. Isoëtes lacustris, Längsschnitt durch ein Blatt, an welchem unterhalb eines reduzierten Makrosporangiums ein Sproß (*Sp*) entspringt (vergr.), zugleich Beispiel für blattbürtige Sprosse.

Fassen wir zunächst das zeitliche Auftreten ins Auge, so gilt hier, soweit ich sehen kann, im allgemeinen der oben bei der Blattentwicklung ausgeführte Satz: daß diejenigen Organe, welche sich früher entfalten sollen, auch früher angelegt werden. So entsteht in der vegetativen Region das Blatt gewöhnlich viel früher als seine Achselknospe [3]). In den Winterknospen von Syringa z. B. werden die Achselknospen der (im vorigen Jahre angelegten Blätter) erst in der sich entfaltenden Knospe angelegt, man findet oberhalb des Blattes, in dessen Achsel die erste Anlage einer Knospe sicht-

---

[1]) Allgemeine Morphologie der Gewächse § 2.

[2]) Mechan. Theorie der Abstammungslehre, p. 478.

[3]) Vergl. darüber WARMING, Forgrengsforhold hos Fanerogamerne (Vidensk. Selsk. Skr., 1872) und KOCH, Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse, in Jahrb. für wissensch. Bot., 25 Bd., 1893. In beiden Abhandlungen ist die ältere Litteratur citiert.

bar ist, 3—4 Blattpaare ohne solche. Die Blätter werden also in der einen, die Achselsprosse in der nächsten Vegetationsperiode angelegt[1]). Die letzteren gehen hervor aus Zellgruppen der Sproßachse unmittelbar über der Blattinsertion, welche, von dem embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes stammend, ihren embryonalen Charakter beibehalten haben, aber erst spät zu einem Neubildungsherd werden, in den auch tiefere, schon mehr differenzierte Zellen hineingezogen werden können. Ähnlich ist es in anderen Fällen bei Bäumen und Sträuchern, auch bei den Keimpflanzen der Kräuter, wo es der Pflanze so zusagen darauf ankommt, zunächst den nötigen Blattapparat zu schaffen, dessen Bildung später dann mehr zurücktritt. Wo wie bei den Langtrieben von Berberis die Seitensprosse (die beblätterten Kurztriebe) sich rasch entfalten sollen, treten sie auch nahe am Scheitel auf, und dasselbe gilt für manche Wasserpflanzen.

Auch bei manchen Inflorescenzen (z. B. bei Amorpha, Salix) findet man die dem Vegetationspunkt nächsten Blätter noch ohne Achselknospen, allein häufiger ist in der Blütenregion der Fall, daß die Achselknospen so früh nach Bildung ihrer Stützblätter sich entwickeln, daß sie die dem Vegetationspunkt am nächsten stehenden Seitensprossungen sind, also keine Blattanlagen über ihnen stehen, sei es nun, daß die Achselknospe unmittelbar nach ihrem Stützblatt (Plantago, Orchis, Epipactis) oder gleichzeitig mit diesem (Gramineen, Cytisus Laburnum, Trifolium, Orchis mascula, Plantago) oder vor ihm (Brassica oleracea var. botrytis und andere Cruciferen, Umbelliferen etc.) entsteht. Endlich kommt es auch vor, daß Seitenknospen gebildet werden, ohne daß von einem Stützblatte derselben auch nur eine Spur aufträte, so bei vielen Cruciferen, Compositen (wie Inula), Gramineen, wie Secale cereale (im oberen Teil der Inflorescenz) u. a. Es findet also in der Blütenregion eine Beschleunigung in der Seitensproßbildung statt, welche vielfach verknüpft ist mit einer Reduktion in der Bildung der Stützblätter, welche bis zum völligen Verschwinden derselben geht. Diese Reduktion läßt sich oft an einer und derselben Inflorescenz von unten nach oben verfolgen, so bei den Gramineen. Die Stützblätter der Inflorescenzzweige sind hier im unteren Teile der Inflorescenz noch am meisten entwickelt, wenn sie auch über die Form von kurzen, scheidenartigen Primordialblättern oder Wülsten nicht hinausgehen, während sie im oberen Teile nur noch bei der ersten Anlegung der Seitenzweige wahrnehmbar sind, eine weitere Entwicklung aber nicht erreichen, oder, wie bei Secale cereale, sogar ganz fehlen. Ähnliches gilt für Sisymbrium, wo ebenfalls die an der Basis der Inflorescenz noch stattfindende Stützblattbildung weiter hinauf vollständig erlischt. Ebenso haben die äußeren Blätter in den Dolden mancher Umbelliferen noch Stüzblätter, die inneren nicht. Hier wie in anderen Fällen wird der Schutz der Blütenknospen auf andere Weise erreicht, bei den Umbelliferen z. B. durch die dichtgedrängte Stellung derselben und die Umhüllung durch Blattscheiden (vergl. p. 50). Die Seitensprosse, welchen die Stützblätter fehlen, haben aber keine andere Entstehung als die, bei welchen jene vorhanden sind, sie entstehen nicht, wie dies früher teilweise angenommen wurde, durch Teilung des Vegetationspunktes der Hauptachse, diese tritt bei Blütenpflanzen nur ausnahmsweise ein (vergl. unten z. B. für Vitis).

---

[1]) Bei anderen Holzpflanzen, wie z. B. der Buche, findet man schon in der Winterknospe die Anlage von Achselknospen.

Daß die Seitensprosse Produkte der Sproßachse sind, und später mehr auf die Blattbasis verschoben werden, ist in den oben erwähnten Fällen deutlich sichtbar, namentlich auch in denen, in welchen aus einer Blattachsel mehrere Sprosse hervorgehen. Dies kann entweder durch frühzeitige Verzweigung einer Achselknospe erfolgen oder dadurch, daß aus dem embryonal bleibenden Teil der Sproßachse mehrere Sprosse unabhängig voneinander entstehen. So stehen z. B. in den Blattachseln von Aristolochia Clematitis eine Anzahl von Blüten in zickzackförmiger Anordnung in zwei Reihen, die ältesten am weitesten von der Blattachsel entfernt, bei Aristolochia Sipho, Menispermum canadense, oberhalb der Kotyledonen von Juglans regia und in anderen Fällen stehen dagegen die Seitenknospen in einer einfachen Reihe oberhalb eines Blattes. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung[1]) von Aristolochia Sipho und Clematitis sowie von Menispermum canadense hat ergeben, daß diese Knospenreihen unabhängig voneinander aus dem Stengelgewebe entspringen. „Die Thatsache ist einfach die, daß in der Blattachsel, wo sonst ein Sproß sich befindet, das Gewebe des Stammvegetationspunktes eine Zeit lang im Zustand des Vegetationspunktes verharrt, und eine Anzahl von Knospen in progressiver Reihenfolge bildet." Es entspringen die betreffenden Sprosse dann aus einem Gewebepolster, welches hervorgegangen ist, aus dem über der Blattbasis gelegenen interkalaren Stengelvegetationspunkt. Sehen wir ab von Aristolochia Clematitis, bei welcher die oberen der in Mehrzahl über einer Blattachsel vorhandenen Achselsprosse sich zu Blüten, die unteren zu Laubsprossen ausbilden, so ist zu bemerken, daß die meisten der in Mehrzahl angelegten Achselsprosse sich gewöhnlich nicht entfalten, sondern (bei den genannten Beispielen) nur der oberste, während die anderen zu Ruheknospen werden, und nur bei Verletzung der Hauptknospe austreiben. Bei Juglans regia z. B. findet man oberhalb der Blattachseln der Kotyledonen eine Anzahl (bis zu acht) Sproßanlagen übereinander, von welchen auch hier die obere die kräftigste ist. Von allen diesen Sproßanlagen wächst aber gewöhnlich keine aus, sondern sie vertrocknen allmählich, und nach Verlauf weniger Jahre (nachdem die Achse etwas dicker geworden und die äußerste Rindenschicht abgestorben und oft zerspalten ist) findet sich keine Spur mehr von ihnen. Wenn aber der Endtrieb im ersten oder zweiten Jahre zerstört wird, dann pflegen eine oder einige der Sproßanlagen auszuwachsen. Ganz ähnlich verhält sich Gymnocladus canadensis, während die ebenfalls in Mehrzahl in den Blattachseln übereinander stehenden Sproßanlagen von Gleditschia sinensis sich so verhalten, daß die oberste zu einem Dorne, die darauf folgende zum Laubsproß wird, und die weiter unten stehenden Knospen entweder zu Laubknospen, oder (wenn sie erst an älteren Stammteilen austreiben) ebenfalls zu Dornen werden[2]).

Es ist vielfach versucht worden, auch diese Fälle auf die wiederholte Verzweigung eines Axillarsprosses zurückzuführen[3]), und scharfe Grenzen zwischen beiden werden sich kaum ziehen lassen; wenn man sich vorstellt, das Gewebe des ersten Achselsprosses sei mit seiner Innenseite (Oberseite) mit der des Hauptsprosses verschmolzen und produziere auf seiner embryonal bleibenden Außenseite weiter Sprosse, so hat man durch

[1]) GOEBEL, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. des botan. Inst. in Würzburg, 2. Bd., p. 391. Zu demselben Resultat gelangte KOCH a. a. O.

[2]) Vergl. A. HANSEN in Abh. der Senckenb. naturf. Gesellsch., 7. Bd., p. 169.

[3]) So auch von RUSSELL, Recherches sur les bourgeons multiples. Ann. des scienc. nat. VII. Sér., T. VII.

diese Konstruktion das Schema der axillären Verzweigung einigermaßen gerettet.

Zu vielen Diskussionen hat namentlich die Entstehung der Sproßranken der Ampelideen Veranlassung gegeben, die ohne Deckblatt im entwickelten Zustand seitlich an der Hauptachse stehen. Phylogenetisch sind diese Ranken wohl von terminalen Inflorescenzen abzuleiten, die durch Bildung vegetativer Seitensprosse zur Seite gedrängt werden, der Aufbau wäre also ein sympodialer[1]). Die Entwicklungsgeschichte (Fig. 416), die von zahlreichen Forschern untersucht ist, zeigt aber, daß die Ranke nicht (wie es nach der eben angeführten Theorie zu erwarten stünde), bei ihrem Sichtbarwerden die Fortsetzung des darunter befindlichen Internodiums bildet, und erst nachträglich durch kräftigere Ausbildung des obersten Axillarsprosses (durch Übergipfelung) zur Seite geworfen wird,

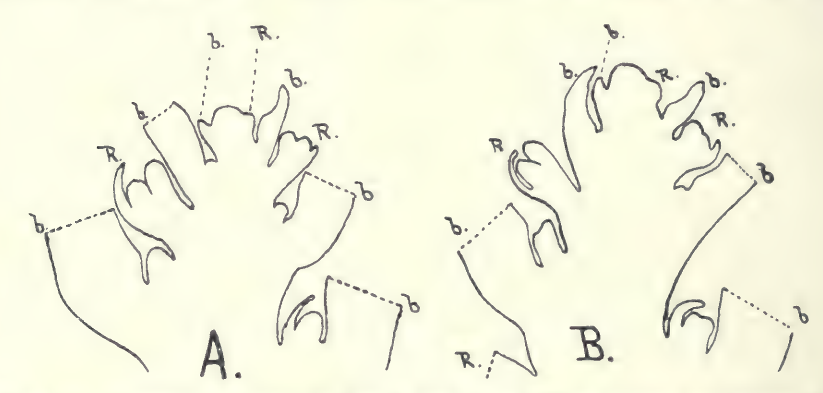


Fig. 416. Längsschnitte durch die Sproßspitzen von *A* Vitis vulpina („odoratissima"), *B* V. cinerea, *R* Ranke, *b* Blätter (nach A. MANN).

sondern daß sie entweder gleich anfangs die blattgegenständige Stellung des fertigen Zustandes hat (NÄGELI und SCHWENDENFR, auch WARMING für Ampelopsis) oder aber aus dem Achsenscheitel selbst durch ungleiche Teilung derselben hervorgcht, wobei der andere Teil der Rebe fortbildet (PRILLIEUX, WARMING für Vitis vulpina). Es kommt der Pflanze auf eine rasche Fortsetzung des vegetativen Gerüstes an, die sich schon durch das Verhalten des Vegetationspunktes ausspricht. Ob man von einem Sympodium oder einem Monopodium sprechen will, kommt auf den Sinn an, den man mit diesen Worten verbinden will[2]).

Kehren wir zur gewöhnlichen axillären Verzweigung zurück, so läßt sich die Achselknospe, wie erwähnt, als Produkt der Sproßachse in manchen Fällen betrachten, das dann später auf die Blattbasis verschoben erscheint, KOCH ist geneigt, dies für die allgemeine Regel zu halten. Aber dies scheint mir eine nicht hinreichend begründete Verallgemeine-

[1]) Da diese Anschauung fast in allen Lehrbüchern auseinander gesetzt wird, liegt kein Grund vor, hier näher darauf einzugehen.

[2]) Speciell davon, ob man die phylogenetischen („vergleichenden") Gesichtspunkte oder die entwicklungsgeschichtlich zu beobachtenden Verhältnisse in den Vordergrund stellt. Die Annahme, daß ein ursprünglich sympodial angelegtes Verzweigungsystem monopodial werden kann, liegt in mehr als einem Falle nahe. Abgesehen von den Ampelideen beim Farnblatte (p. 513), bei den Inflorescenzen von Boragineen, Hyoscyamus u. a. Die biologische Bedeutung dieser Erscheinung wurde oben und bei den Farnblättern hervorgehoben.

rung. Es ist nicht einzusehen, weshalb Sproßanlagen nicht auch auf der Blattbasis entstehen sollten, sehen wir sie doch bei vielen Farnen und bei Isoëtes (Fig. 415), ferner bei Bryophyllum calycinum u. a. selbst auf der Blattfläche auftreten und zwar hier noch aus dem noch embryonalen Blattgewebe, während Adventivsproßbildung auf älteren abgetrennten Blättern, wie früher erwähnt, eine ungemein häufige Erscheinung ist. Und eine scharfe Grenze zwischen Blattbasis und Sproßachse besteht ohnedies nicht.

Jedenfalls findet in vielen Fällen zwischen Stützblatt und Achselsproß ein inniger Zusammenhang statt, der sich namentlich darin ausspricht, daß der Achselsproß an seinem Tragblatt „hinaufwächst", d. h. daß die gemeinsame Basis beider sich streckt. So ist es z. B. bei vielen Kakteen [1]), namentlich den Mamillarien. Hier finden wir an der Sproßachse fleischige Auswüchse, die auf ihrem Scheitel ein Dornenbüschel tragen, in ihrer Achsel vielfach Blüten. Man hat diese Gebilde früher für Blätter gehalten, wie a. a. O. von mir nachgewiesen wurde, bestehen die „Mamille" aus drei Teilen: 1) dem unteren stark herangewachsenen Teil des Blattes, den man als „Blattkissen" bezeichnen kann; 2) dem Achselsproß, welcher mit dem oberen Teile des Blattkissens seiner ganzen Länge nach vereinigt ist. Der Vegetationspunkt des Achselsprosses teilt sich dabei vielfach in zwei, später durch Dauergewebe getrennte Teile: einen oberen, der nur verdornte Blättchen hervorbringt und einen unteren, der zur Blüte oder einem vegetativen Achselsproß wird. Bei manchen Mamillarien sitzen die Blüten auch auf den Spitzen der „Mamillen", und dann erhalten wir ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie bei anderen Pflanzen bei den blattbürtigen Blüten resp. Blütenständen antreffen. Wir sehen dabei ab von den nur fälschlich als blattbürtig beschriebenen, wie sie sich z. B. bei Limnanthemum-Arten finden [2]), ebenso von den Phyllokladien, bei denen es sich um blattähnlich ausgebildete Zweige handelt, deren Blütenproduktion nichts Auffallendes hat.

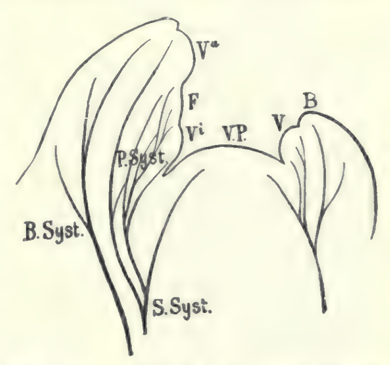


Fig. 417. Längsschnitt (schematisiert) durch den Vegetationspunkt einer Mamillaria mit gefurchten Mamillen. (Nach GANONG.) *V.P.* Sproßvegetationspunkt, rechts junge „Mamille", bestehend aus dem Blatt *B*, auf das sein Achselsproß *V* „hinaufgerückt" erscheint. Der Vegetationspunkt teilt sich, wie die Mamille links zeigt, in einen oberen (V^a) und einen unteren (V^i), beide sind durch Dauergewebe (*F*) getrennt.

Auf den Blättern einiger Dikotylen finden sich Blütenstände [3]), so bei Helwingia japonica, Dulongia acuminata Hk. (Phyllonoma), Chailletia-

[1]) Vergl. GOEBEL, S. I. GANONG, Beitr. zur Kenntnis der Morphologie und Biologie der Kakteen, Flora, 79. Bd. (Ergänzungsband zum Jahrg. 1894), p. 49 ff.

[2]) Vergl. GOEBEL, Morpholog.-biolog. Studien. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. IX.

[3]) Vergl. C. DECANDOLLE, Recherches sur les inflorescences épiphylles. Mém. de la société de physique et d'hist. nat. de Génève, Vol. suppl. 1890, No. 6. — Die in dieser Abhandlung mitgeteilten Untersuchungen betreffs der Entwicklungsgeschichte reichen zur Entscheidung der Frage, wo die erste Anlegung stattfindet, nicht aus; den anatomischen Verhältnissen, auf welche der Verf. sich hauptsächlich stützt, kann ich für die Entscheidung morphologischer Fragen hier wie sonst nur eine sekundäre Bedeutung zuschreiben, es giebt sehr viele Umänderungen der Gestaltung, die anatomisch sich nicht aussprechen. — Die lehrreichen Verhältnisse bei Kakteen hat DECANDOLLE übrigens nicht berücksichtigt.

Arten, Stephanodium peruvianum, Polycardia phyllanthoïdes, Begonia sinuata, B. prolifera u. a. In den meisten dieser Fälle dürfte es sich um eine „Verschiebung“ der in der Blattachsel angelegten Knospe und um eine „Verwachsung“ mit dem Blatte handeln, die in ganz ähnlicher Weise vor sich geht, wie ich es soeben für Kakteen und p. 46 und 47 für den Blütenstand von Spathiphyllum platyspatha geschildert habe (vergl. Fig. 23 und 24). So z. B. bei Helwingia ruscifolia, wo die Inflorescenz in der Blattachsel angelegt wird. In anderen Fällen aber dürfte die Achselknospe schon von vornherein mehr auf der Blattfläche des Tragblattes, nahe der Blattbasis angelegt werden. So bei Dulongia, von der Fig. 418 eine Abbildung giebt. Die Inflorescenz entspringt hier auf der Oberseite des Blattes, unterhalb von dessen vom übrigen Blatte verschieden gestalteter „Vorläuferspitze“. Es liegt kein Grund vor, das Blatt etwa für einen blattähnlichen Zweig zu halten, es hat an seiner Basis Nebenblätter und trägt in den (freilich sehr wenig zahlreichen) von mir untersuchten Fällen eine Achselknospe (ähnlich wie die Mamillen der Mamillarien), ferner zeigt es ganz die gewöhnliche Blattentstehung. Daß die Anlage der Inflorescenz zunächst nahe der Blattbasis auftritt, entspricht dem interkalaren Wachstum des Blattes, die von C. De Candolle untersuchte anatomische Beschaffenheit „steriler“ Blätter wich von der fertiler nicht wesentlich ab; es dürfte dies damit zusammenhängen, daß für die Versorgung der kleinblütigen Inflorescenzen, aus denen (soweit mir die Untersuchung von Herbarexemplaren ein Urteil gestattet) nur eine oder zwei Früchte hervorgehen, das Leitbündelsystem der Blattmittelrippe ausreicht. Ob die eigentümliche Erscheinung epiphyller Inflorescenzen mit den Lebensverhältnissen in Beziehung steht, oder nur das darstellt, was man mit dem schönen Namen „Konstruktionsvariation“ bezeichnet, ist unbekannt.

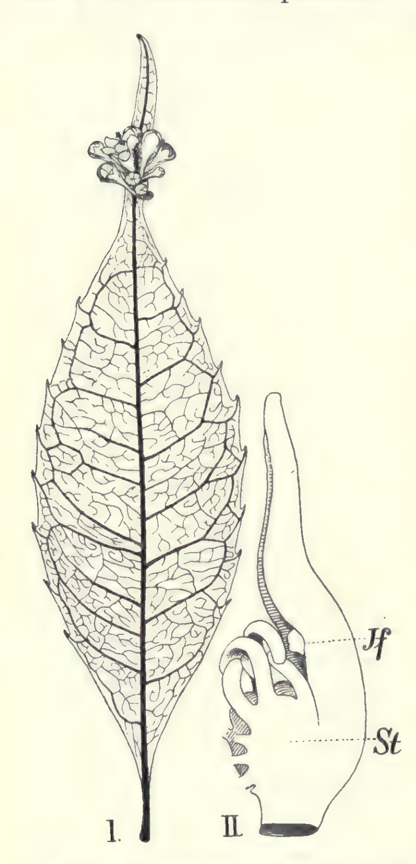


Fig. 418. Dulongia acuminata H. B. K. *I* Blatt mit Inflorescenz (2 mal vergr.). *II* Junges Blatt (stärker vergr.) von der Seite. *Jf* die Anlage der Inflorescenz, *St* das eine der beiden, mit gestielten randständigen Drüsen (von denen einige abgebrochen sind) versehenen, Nebenblätter.

Weil in den erwähnten Fällen das Deckblatt derjenige Teil war, der äußerlich mehr hervortritt, spricht man von „Anwachsung“ des Achselsprosses. Ganz derselbe Vorgang (nur mit Überwiegen der Sproßausbildung) ist die recht häufige „Anwachsung der Deckblätter“ an ihren Achselsproß. Indes soll hier nicht näher darauf eingegangen werden; die biologische Bedeutung dieser Erscheinung ist so gut wie nicht untersucht. Daß eine solche vorhanden ist, bezweifle ich nach gelegentlichen

Untersuchungen an Solaneen nicht. Es sei hier auf das Verhalten von Atropa hingewiesen. Die (sympodial gebauten) blütentragenden Sprosse sind hier, wie früher (p. 98) erwähnt, dorsiventral gebaut und damit steht natürlich auch Stellung und Ausbildung der Blätter in Zusammenhang. Aber bei der eigentümlichen „Verschiebung“, welche die Blätter durch „Hinaufwachsen des Deckblattes an seinem Achselsproß“ erfahren, handelt es sich meiner Ansicht nach um eine Schutzeinrichtung für die Blütenknospen.

Betrachten wir z. B. den Querschnitt durch eine Inflorescenzknospe von Atropa (Fig. 419). Jede Blütenknospe ist hier durch zwei nach der Außenseite der Gesamtinflorescenz hin gekehrte Blätter geschützt, viel mehr, als dies bei dem Schnitte, der die tieferen Teile der älteren Blätter, wo die Lamina nur als schmaler Saum erscheint, getroffen hat,

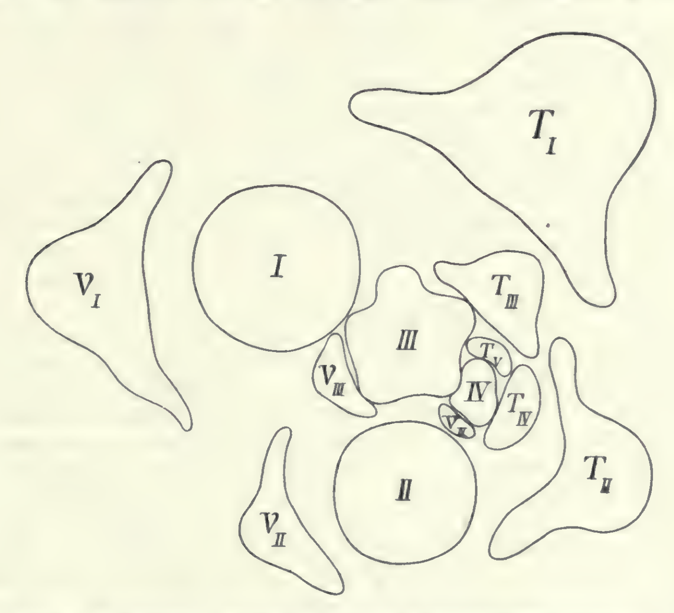


Fig. 419. Atropa Belladonnae, Querschnitt durch eine Inflorescenzknospe. *I, II, III, IV* Blüten, T_I—T_{IV} die zugehörigen an den Blüten „hinaufgewachsenen“ Tragblätter, zu Blüte *I* gehören als Vorblätter: V_I und T_{II}, zu *II* V_{II} und T_{III} u. s. w.

hervortritt. Eines dieser Blätter ist das am Blütenstiel hinaufgewachsene Tragblatt (*T*), das andere eines der beiden Vorblätter der Blüte (*V*). Dadurch, daß das Tragblatt mit dem Vorblatt annähernd auf dieselbe Höhe zu stehen kommt, ist eben der Abschluß nach außen möglich, der natürlich nicht nur der einzelnen Blüte, sondern auch den weiter nach innen liegenden Teilen zu gute kommt[1]).

Ich glaube somit, daß es möglich ist, ein Verhältnis, das bisher nur der rein formalen Betrachtung unterworfen wurde, auch biologisch einigermaßen zu verstehen. Übrigens tritt z. B. bei der mit *III* bezeichneten

[1]) Ganz ähnlich verhalten sich auch andere Solaneen. Auch bei Datura dient das „Anwachsen“ des Tragblattes dem Knospenabschluß nach außen. Die Blätter haben hier wie bei Atropa eine große „Vorläuferspitze“.

Blütenknospe hervor, daß das erste Kelchblatt an der Stelle entsteht, die am wenigsten von anderen Teilen geschützt ist — ein Verhalten, dessen Zweckmäßigkeit von selbst einleuchtet, wir werden auf analoge Fälle bei Besprechung der Blütenentwicklung hinzuweisen haben.

Von den angelegten Seitenknospen entwickeln sich wohl nur selten alle weiter, sie verkümmern (wo es sich um Blütenknospen handelt) entweder sofort oder (bei den vegetativen Knospen) bleiben noch lange entwicklungsfähig und können unter besonderen Umständen, namentlich nach Verlust der anderen Sprosse, in Thätigkeit treten (vgl. p. 50, 178). Die Verzweigung erleichtert auch die Arbeitsteilung unter den einzelnen Sprossen, deren wichtigste Ausbildungsformen kurz besprochen werden sollen.

§ 2. Verschiedene Ausbildung der Sprosse, Arbeitsteilung. Als typische Sprosse betrachten wir die Assimilationssprosse oder Laubsprosse; ebenso wie wir als typisches Blatt das Laubblatt betrachteten, aus dessen Umbildung die anderen Blattformen hervorgehen, läßt sich auch die Funktionsänderung von Laubsprossen nachweisen und damit verbunden eine Gestaltveränderung derselben. Auch hier kann, wie in allen derartigen Fällen, die Umbildung früher oder später vor sich gehen. Ein „Dorn“ von Prunus spinosa bringt zunächst eine Anzahl (nach oben hin an Größe abnehmender) Laubblätter hervor und verdornt dann, er ist zunächst Laubsproß, dann wird er Dorn und es ist leicht, ihn zur Weiterentwicklung als Laubsproß zu zwingen, wenn man den Sproß, an dem er entspringt, früh genug oberhalb der Einfügung des eigentlich zur Verdornung bestimmten Zweiges abschneidet. Die Ausläufer von Circaea lutetiana und alpina, welche im Boden entstehen, sind von Anfang an Ausläufer, sie haben nur kleine Schuppenblätter. Wir können aber, wie Fig. 425 zeigt, durch bestimmte, unten zu erwähnende Eingriffe eine Pflanze, die schon eine Anzahl von Blattpaaren gebildet hat, zwingen, an ihrer Spitze — wo sich normal ein Blütenstand bilden würde — zu einem, dem Boden sich zuwendenden Ausläufer auszuwachsen. Auch so tiefgreifend veränderte Sproßformen, wie die Blüten sie darstellen, können auf primitiven Stufen (weibliche Blüten von Cycas) als Laubsprosse weiter wachsen; bei anderen Pflanzen geschieht dies nur ausnahmsweise bei pathologischen Störungen. Die Pflanze nimmt die Organe, die sie zuerst notwendig hat — und das sind die Assimilationsorgane — und paßt sie anderen Funktionen an. Wir besprechen die hauptsächlichsten Sproßformen kurz ihrer Funktion entsprechend. Diese richtet sich nach der Lebensweise der Pflanze, dies Wort im allgemeinsten Sinne genommen. Namentlich zwei Faktoren kommen in Betracht: Die Beziehung der Fortpflanzungsorgane zu den vegetativen und die Beeinflussung der letzteren durch die äußeren Lebensbedingungen. Bei den Samenpflanzen ist die Arbeitsteilung unter den Sprossen eine um so weniger ausgeprägte, je rascher zur Samenbildung geschritten wird, während eine Pflanze, die in mehreren (durch Ruhezeiten unterbrochenen) Vegetationsperioden allmählich erstarkt, bis sie zur Blütenbildung schreitet, zu verschiedenen Funktionen ausgebildete Sproßformen auszubilden pflegt.

Bei einjährigen Samenpflanzen findet also eine Arbeitsteilung zwischen den vegetativen Sprosse nicht statt, die Sprosse sind alle zum Leben am Lichte bestimmt, und gehen schließlich alle zur Blütenbildung über; die Sproßanlagen in der unteren Region der Pflanze aber bleiben oft unent-

wickelt oder treten doch nur bei besonders üppiger Ernährung oder bei Beschädigung des Hauptsprosses in die Entwicklung ein. Die komplizierteren Sproßbildungen lassen sich indes von der der einjährigen Pflanzen ableiten. In je spätere Entwicklungsstadien die Bildung der Fortpflanzungsorgane hinausgeschoben wird, desto mehr hat, wie schon früher bemerkt (p. 121 ff.) der Vegetationskörper Gelegenheit zur Massenzunahme und der damit verbundenen Arbeitsteilung. — Unter den Pteridophyten finden sich verhältnismäßig wenig einjährige Formen (Anogramme leptophylla und A. chaerophylla, Salvinia natans, Selaginella Drummondi)[1]. Diese zeigen uns deutlich, daß sie Standorten angepaßt sind, an denen eine periodische Unterbrechung der Vegetation herrscht, in der Ruhezeit sind nur die Sporen übrig. Wo gleichmäßigere Vegetationsbedingungen herrschen, sind einjährige Pteridophyten nicht vorhanden: die mir bekannten tropischen Salvinia-Arten z. B. haben alle eine unbegrenzte Existenz. Die ausdauernden Pteridophyten stimmen in der Ausgestaltung ihrer Sprosse mit der der Samenpflanzen überein, wenn sie auch im allgemeinen weniger mannigfaltige Anpassungen zeigen als diese. — Die Lehre von der „Sproßfolge", d. h. dem Aufbau der Pflanzenkörper aus Sprossen verschiedener Funktion und verschiedener Ausbildung, läßt sich in Kürze hier nicht darstellen, es können nur im allgemeinen die Beziehungen der Sprosse zu ihrer Funktion besprochen werden. Es soll dies geschehen in zwei Abschnitten: der Sproß als Vegetationsorgan und der Sproß im Dienste der Fortpflanzung.

I. Vegetative Sprosse.

Die auffallendsten Verschiedenheiten ergeben sich hier zwischen den oberirdisch und den unterirdisch wachsenden Sprossen, zwischen denen freilich, wie noch zu erwähnen sein wird, ebensowenig scharfe Grenzen zu ziehen sind, wie sonst bei derartigen Einteilungen. Trotzdem erscheint es angemessen, sie gesondert zu betrachten, weil sie durch eine ganze Anzahl biologischer Charaktere voneinander getrennt sind.

A. Oberirdische (photophile) Sprosse.

a) Wir betrachten zunächst die orthotropen, radiären Sprosse.

Für die Gestaltung derselben ist zweierlei wichtig: die Anordnung der Blätter und die Länge der Internodien. Bei Sproßachsen mit gestreckten Internodien ist die Anordnungsweise der Blätter innerhalb ziemlich weiter Grenzen offenbar biologisch gleichgiltig. Ob an einer gestreckten Sprossenachse die Blätter in Quirlen oder zerstreut, nach $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$ u. s. w. stehen, kann für die Funktion der Blätter wenig ins Gewicht fallen, für sie ist die Hauptsache, daß sie einander nicht dauernd verdecken resp. beschatten. Anders bei Pflanzen mit kurz bleibenden („gestauchten") Internodien. Hier sehen wir vielfach besondere Einrichtungen, welche eine Übereinanderlagerung der Blätter zu vermeiden bestimmt sind. Einige Beispiele werden zeigen, worauf es hier ankommt.

---

[1]) Ceratopteris thalictroides kann man kaum dazu rechnen, dieses Farnkraut vermehrt sich massenhaft durch blattbürtige Sprosse, es ist (wie manche andere Sumpf- und Wasserpflanze) auf raschen Standortswechsel eingerichtet, wobei die Existenz der einzelnen Sprosse eine zeitlich ziemlich kurz begrenzte, aber mit periodisch wechselnden äußeren Bedingungen, wie es scheint, nicht in Beziehung stehende ist.

Callitriche (Fig. 420) hat Blätter, die in gekreuzten Paaren stehen; die Internodien sind zunächst gestreckt. Wenn die Sproßspitze dieser Wasserpflanze aber den Wasserspiegel erreicht, tritt eine Hemmung der Internodienstreckung ein. Sie bleiben kurz, man kann sie aber durch Tieferpflanzen zur Streckung nötigen [1]). Wenn nun die Blattpaare mit einander rechtwinklig gekreuzt wären, müßten sie sich so decken, daß eigentlich nur die zwei jeweils obersten direktem Lichte ausgesetzt wären. Dem wird abgeholfen durch Drehung der Internodien [2]) (Fig. 420), es bildet sich der bekannte „Wasserstern“, dessen ältere Blätter durch die stielartige Streckung ihrer Basis über die jungen hervorragen. Ganz ähnlich verhalten sich einige Cyperusarten mit nach $^1/_3$ („spiralig“ stehenden) Blättern. Die Figg. 421 und 422 zeigen die Drehung der Blattzeilen. Sehr bekannt ist diese auch von Pandanus und einigen Aloë-Arten mit zweizeiliger Blattstellung. Es ist klar, daß dieselbe Wirkung eintreten wird, wenn die Blätter von vornherein spiralig, aber mit „höheren“ Divergenzen gestellt sind, wie bei vielen Sempervivum- und Sedum-Arten, den schwimmenden Blattrosetten von Trapa, Pistia u. a. Es ist keine Ausnahme, daß auch einige Pflanzen mit dekussierter Blattstellung basale Blattrosetten haben. So Gentiana acaulis, verna, Arnica montana u. a. Denn die Beobachtung z. B. von G. acaulis zeigt, daß die Zahl der Blattpaare, welche an der Basis stehen, eine s e h r g e r i n g e ist, ich fand hier gewöhnlich nur vier assimilierende [3]), die Rosette bildende Blätter, (die vergilbten älteren noch etwa erhaltenen kommen nicht in Betracht), so daß von einer Deckung der einzelnen Blätter hier keine Rede sein kann; die Gentiana-Arten, die eine größere Anzahl von Blattpaaren bilden (z. B. G. lutea, asclepiadea u. a.), entwickeln g e s t r e c k t e Internodien.

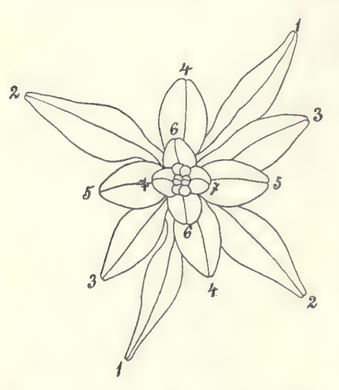


Fig. 420. Callitriche verna. Blattrosette von oben (3 fach vergr.).

Übrigens finden sich Sprosse mit gestauchten Internodien bei Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen und Lebensverhältnissen, so daß sich allgemeinere Erwägungen daran nicht anknüpfen lassen.

Eine der häufigsten Arbeitsteilungen der Assimilationssprosse ist die in K u r z - und L a n g t r i e b e. Diese Benennung ist insofern nicht ganz zutreffend, als das Charakteristische beider Sproßformen weniger in der Länge, die sie erreichen, als in ihrer Bedeutung für den Aufbau der Holzpflanzen, um die es sich fast ausschließlich handelt, beruht. Die Kurztriebe nehmen an dem Aufbau des bleibenden Gerüstes keinen Anteil, sie sterben nach verhältnismäßig kurzer Zeit ab, ihre Sproßachse bringt es nicht zur vegetativen Verzweigung und zur eigentlichen Holzbildung. Dagegen sind die Kurztriebe vielfach die Sprosse, welche

---

1) Zunächst versucht die Pflanze dann meist durch Verlängerung der schon gestreckten Internodien die Blattrosette an den Wasserspiegel zu bringen; wenn dies nicht ausreicht, treten auch die normal kurz bleibenden Internodien in die Streckung ein.

2) Es sei dahingestellt, ob nicht schon am Vegetationspunkt gleich bei Anlegung Abweichung von der Kreuzstellung eintritt.

3) Waren es sechs, so waren die obersten sehr klein, daß sie nur den chlorophyllarmen unteren Teil des darunter stehenden Blattpaares deckten. Ebenso fand ich es bei G. verna.

Blüten hervorbringen, was ganz mit der p. 182 erwähnten Thatsache übereinstimmt, daß „Wachstumshemmung die Blütenbildung begünstigt“.

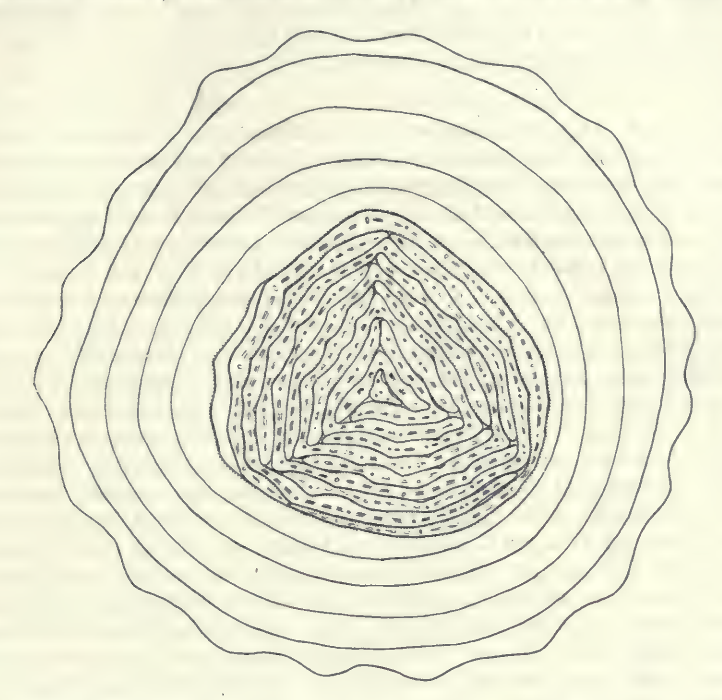


Fig. 421. Cyperus alternifolius, Querschnitt durch eine (außen von Niederblättern umhüllte) Knospe. Die dreizeilige Anordnung der Laubblätter tritt deutlich hervor, ist aber bei den unteren schon etwas verschoben.

Irgend welche scharfen Grenzen zwischen Lang- und Kurztrieben lassen sich indes nicht ziehen. Bei manchen Pflanzen (z. B. Larix europaea) können die Kurztriebe spontan in Langtriebe auswachsen (unter ungünstigen Bedingungen unterbleibt die Langtriebbildung oft jahrelang), bei anderen läßt sich dasselbe Resultat durch Entfernung der Langtriebe erzielen, selbst in Fällen, wo die Kurztriebe so scharf von den Langtrieben gesondert sind, wie bei den Pinusarten. Hier bringen im späteren Lebensalter (betreffs der Jugendstadien vgl. p. 133) die Langtriebe nur Knospenschuppen

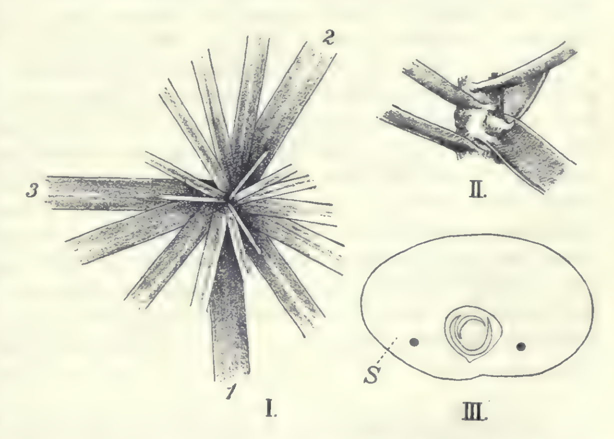


Fig. 422. *I* Sproß (dessen Blätter abgeschnitten sind) von oben. ($^1/_2$ nat. Gr.). *II* Blatt mit Achselknospe. *III* Querschnitt der letzteren, das Vorblatt (*S*) ist zum Schwellkörper ausgebildet (vergr.).

(Niederblätter) hervor, die Assimilationsblätter sind beschränkt auf die Kurztriebe, an denen sie zu zweien (z. B. Pinus silvestris) oder mehr (z. B. fünf bei P. Strobus) auftreten. Auch hier kann man die Kurztriebe veranlassen, zu Langtrieben auszuwachsen, sie sind also von den Langtrieben nur quantitativ, nicht qualitativ verschieden.

Sogar bei den merkwürdigen Kurztrieben von Sciadopitys kommt gelegentlich eine „Durchwachsung" vor[1]). Diese Kurztriebe werden gewöhnlich als „Doppelnadeln" bezeichnet. Thatsächlich sieht man auch namentlich an jungen, eben austreibenden Sprossen die Zusammensetzung aus zwei miteinander „verwachsenen" Nadeln, zwischen denen eine Längsfurche sehr deutlich verläuft. Sie stehen in den Achseln kleiner Schuppen am Stamme, nehmen also dieselbe Stellung ein, wie die Kurztriebe von Pinus. Auf die Thatsache gestützt, daß die Nadeln von zwei vollkommen voneinander getrennten Gefäßbündeln durchzogen sind, welche von dem für die Coniferenblätter eigentümlichen „Transfusionsgewebe" umschlossen sind, sprach Mohl die Ansicht aus, es seien diese Nadeln aus der Verwachsung der beiden ersten Blätter eines im übrigen verkümmernden Achselsprosses der Schuppe entstanden. Die von Strasburger mitgeteilte Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde ist sehr eigentümlich, bedarf aber, wie ich glaube, noch erneuter Prüfung. Es entsteht in der Achsel der Schuppen eine Achselknospenanlage, welche früh schon einen deutlichen medianen Einschnitt am Scheitel zeigt, der auch an der fertigen „Doppelnadel" noch erkennbar ist. Nach Strasburger's Darstellung ist dieses ganze Gebilde als Anlage der Doppelnadel zu betrachten: es wächst, nachdem das Scheitelwachstum frühe aufgehört hat, wie andere Nadeln an seiner Basis. Es ginge also der Scheitel des Achselsprosses hier in der Bildung der Nadeln auf, die letzteren aber wachsen nicht gesondert, sondern durch interkalares Wachstum ihrer gemeinsamen Basis. Kein Zweifel, daß das Gebilde einer Kurztriebanlage von Pinus entspricht, an der nur zwei Blattanlagen angelegt werden. Allein die Deutung der Doppelnadel als aus zwei verwachsenen „Blättern" gebildet, erscheint mir[2]) keineswegs zweifellos, obwohl Strasburger auch bei Pinus sylvestris und P. Pumilio Doppelnadeln gefunden hat. Wir kennen deren Zustandekommen nicht, sie können recht gut durch wirkliche Verwachsung zweier Nadeln, wobei aber der Vegetationspunkt des Kurztriebes an der Basis zurückbleibt, die Nadeln mit einer zugewendeten Seitenkante verschmelzen, entstanden sein. Bei Sciadopitys geht aber der Hauptteil der Nadel aus dem unterhalb des Vegetationspunktes der Achselknospe befindlichen Teile der letzteren selbst hervor. Dies ist ein in der vegetativen Region sonst ohne Beispiel dastehender Fall, und nach der gewöhnlichen Terminologie haben wir also die Doppelnadel von Sciadopitys vielmehr als einen blattähnlichen Zweig, ein Phyllocladium aufzufassen, das an seiner Anlage die Spitzen zweier Nadeln als kleine Spitzen trägt, trotz der anatomischen Thatsachen, welche insofern nicht sehr schwer ins Gewicht fallen, als wir Phyllocladien, die in ihrem Baue mit den Blättern übereinstimmen, auch sonst kennen. An der Bezeichnung liegt aber im Grunde nicht viel, denn Thatsache bleibt in beiden Fällen, daß

---

[1]) Vgl. die Abbildung von Carrière in Gardener's Chronicle, 1. März 1884.

[2]) Wie ich schon in der Vergl. Entwicklungsgeschichte, aus der dieser Passus entnommen ist, hervorgehoben habe. Nach Bower (Gard. Chronicle, 15. März 1884, p. 346) hat schon Dickson die Doppelnadeln als Phyllocladien betrachtet. Betr. der Anatomie vgl. auch Bertrand, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et des Conifères, Ann. d. sc. nat. 5. Ser.. Bot. f. XX p.

aus dem Achselsproß ein Gebilde hervorgeht, das in seinem Baue übereinstimmt mit zwei an einer Seitenkante miteinander vereinigten Blättern.

Die Kurztriebe eilen in ihrer Entfaltung, wie es scheint, den Langtrieben meist voraus, eine Thatsache, die biologisch leicht verständlich ist, es ist dazu ein geringerer Kraft- und Stoffaufwand notwendig, als bei den Langtrieben. Teilweise kommt auch die Assimilationsthätigkeit der Kurztriebe in Betracht, welche bei der Lärche z. B. erst das Material für die Bildung der Langtriebe zu liefern scheint, und daß bei insektenblütigen Pflanzen, z. B. Pirus, Prunus, die spätere Entwicklung der Langtriebe auch für den „Schauapparat" der Blüten von Vorteil ist, braucht kaum bemerkt zu werden. Daß die Kurztriebe von Pinus und Berberis zugleich mit ihren Deckblättern sich entfalten, hängt offenbar mit der Umbildung der letzteren zu Niederblättern resp. Dornen zusammen [1]).

Sproßachsen, deren Internodien gestreckt sind, können durch ihren Chlorophyllgehalt bei die Assimilationsarbeit mitwirken, aber diese Thätigkeit tritt durchaus zurück gegenüber der der Blätter. Bei zahlreichen Pflanzen sehen wir aber eine Reduktion der Blätter und in Verbindung damit eine gesteigerte Assimilationsthätigkeit der Sproßachsen eintreten. Daß in der That hier eine Korrelation stattfindet, geht aus den Untersuchungen von BOIRIVANT [2]) hervor, welcher fand, daß bei einer Anzahl von Pflanzen die der Blätter beraubten Sproßachsen chlorophyllreicher wurden. Bei Sarothamnus vulgaris zeigten so behandelte Sproßachsen ein Palissadenparenchym, das viel entwickelter war, als das der intakt gebliebenen Sproßachsen. Der Zusammenhang zwischen der Entfernung der Blätter und der reichlicheren Chlorophyllbildung in den Sproßachsen ist damit natürlich noch nicht aufgeklärt, es wäre z. B. zu untersuchen, ob die Sproßachse als Assimilationsorgan stärker ausgebildet wird auch dann, wenn die Blätter nicht entfernt, aber an ihrer Assimilationsthätigkeit verhindert sind. Immerhin aber darf ein direkter Zusammenhang zwischen der Rückbildung der Blätter und der Ausbildung der Sproßachsen als Assimilationsorgane angenommen werden.

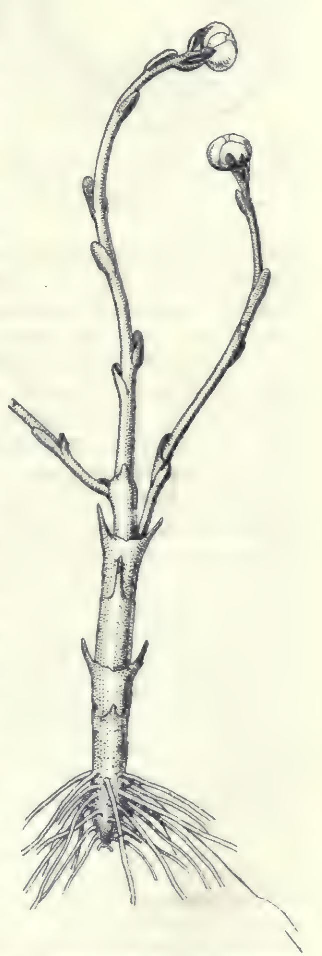


Fig. 423. Blattarme Composite aus Westaustralien.

Die Verkümmerung der Blätter an assimilierenden Sproßachsen tritt namentlich ein bei xerophilen Pflanzen, bei denen es sich um eine Reduktion der transpirierenden Oberfläche handelt: Beispiele dafür ließen sich aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen anführen, es seien nur erwähnt die Casuarinen, viele Leguminosen (Spartium junceum u. a.), unter den Ranunculaceen Clematis afoliata, die meisten

[1]) Vergl. p. 577.

[2]) Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes. Ann. d. scienc. nat., Sér. 8 Bot. T. 6. (Die Litteratur ist in dieser Abhandlung sehr unvollständig angeführt.)

Cacteen u. s. w. Aber auch bei Sumpfpflanzen sehen wir dieselbe Erscheinung, so z. B. bei der in Fig. 423 abgebildeten Composite, die ich an einem ganz feuchten, sumpfigen Standort in Westaustralien sammelte. Bekanntlich zeigen manche (nicht alle) Sumpfpflanzen xerophile Charaktere, auf deren Beziehungen zu den Lebensverhältnissen hier nicht näher einzugehen ist. Bei einer reichen Verzweigung der Sproßachsen mit reduzierten Blättern wird übrigens betreffs der Oberflächenentwicklung dasselbe Resultat sich ergeben, wie wenn Blätter vorhanden wären, und von unseren einheimischen Equiseten wird man zwar E. hiemale als xerophil bezeichnen können, nicht aber z. B. E. silvaticum, pratense und arvense. Es wird hier wie überall außer der Anpassung an äußere Verhältnisse noch ein „innerer" Faktor in Betracht kommen, der die Organbildung bedingt, die sich nicht lediglich als Anpassung verstehen läßt. So kommen denn auch unter den untergetaucht lebenden Pflanzen solche vor, die in diese Kategorie gehören. Dahin gehört z. B. Scirpus submersus C. WRIGHT, den ich in großer Menge untergetaucht im Tapacoomasee antraf. Die Sproßachsen sind büschelig verzweigt, jede bringt einige Niederblätter hervor, und nimmt was die Kurztriebe anbelangt, die Gestalt eines cylindrischen Blattes an, das der unter kleinzelligen Epidermis eine Schicht assimilierender Zellen trägt (Fig. 424).

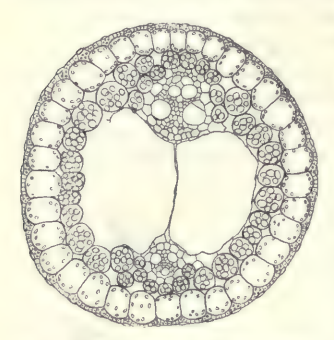


Fig. 424. Scirpus submersus, Querschnitt durch eine Sproßachse (eines Langtriebes).

Assimilierende Sproßachsen (unter Reduktion der Blätter) sind bei Monokotylen überhaupt häufig, so bei Heleocharis, Scirpus lacuster, Restiaceen u. a. Die Jugendstadien dieser Pflanzen — soweit sie bekannt sind — bringen Laubblätter hervor; erst wenn sich die assimilierenden, gestreckten Sproßachsen entwickeln, werden die Blätter meist zu Niederblättern reduziert. Vielleicht handelt es sich bei den assimilierenden Sproßachsen um Inflorenscenzachsen (deren Blüten aber oft verkümmern), wir werden bei Besprechung der Phyllocladien Gelegenheit haben, darauf zurückzukommen. Die auffallende Ähnlichkeit, welche die sterilen Sproßachsen von Heleocharis[1]), Scirpus lacuster u. a. mit den cylindrischen Blättern von Juncus haben (die eben deshalb früher als „culmi steriles" bezeichnet wurden), läßt, da die Juncus-Arten wesentlich unter denselben Lebensbedingungen wachsen, vermuten, daß die Gestalt der Assimilationsorgane in beiden Fällen eine nützliche ist; die Blätter der Scirpus-Arten waren vielleicht nicht imstande, cylindrische Form anzunehmen, und erfuhren in Verbindung damit eine zur Rückbildung führende Verminderung ihrer Funktion (vergl. das oben über Phyllodien-

---

[1]) Diese bestehen aus einem mächtig entwickelten Sproßinternodium, an dessen Spitze, wenn sich keine Blüten entwickeln, zwei Schuppenblätter stehen. Am Rhizom finden sich nur Niederblätter. Bei Cyperus alternifolius u. a. trägt die gestreckte Sproßachse Laubblätter, auch hier dürfte es sich ursprünglich um Inflorescenzen handeln, die in den ersten Entwicklungsstadien der Pflanze, die Blütenbildung unterdrückend als Erstarkungssprosse auftreten. Derselbe Gesichtspunkt läßt sich auf die ersten über den Boden tretenden, noch blütenlosen Sprosse von Polygonatum, Paris u. a. anwenden und giebt, wie mir scheint, manche weitere Ausblicke auf den Aufbau derartiger Pflanzen, bei denen sich, der oben entwickelten Anschauung nach, ein ähnlicher Prozeß vollzogen hat, wie bei der Flechtengattung Cladonia (vergl. p. 59), wo auch zunächst die Fruchtkörper auf Stielen emporgehoben wurden und dann ein Vegetativwerden derselben eintrat.

Bildung Gesagte). Bei manchen dieser Monokotylen läßt sich zeigen, daß die Blattbildung wieder eintritt unter solchen Umständen, welche für die Bildung der assimilierenden Sprosse ungünstig sind, es handelt sich dabei wesentlich um ein Hervorrufen der Jugendstadien, also die Erscheinung, die früher (p. 148) besprochen wurde. So bildet Scirpus lacuster[1]) lange, bandförmige Blätter in tiefem oder rasch strömendem Wasser (ferner auch dann, wenn die Pflanze durch wiederholtes Abmähen der Halme „geschwächt" ist), und bei Eriophorum alpinum sah ich beblätterte Laubsprosse gleichfalls an durch ungünstige Kulturbedingungen „geschwächten" Pflanzen als einzige Vegetationsorgane — wie in der Jugend der Pflanze — auftreten.

In den verschiedensten Verwandtschaftskreisen sehen wir, daß die assimilierenden Sproßachsen eine Oberflächenvergrößerung erfahren, diese kann durch zweierlei Vorgänge, die indes wohl kaum scharf von einander trennbar sind, zustande kommen, durch Abflachung der Sproßachse und durch Flügelbildung. Für erstere ist z. B. Opuntia ein Beispiel, letztere erfolgt durch „herablaufende Blattbasen". Solche finden sich auch an Sprossen, deren Blätter nicht reduziert sind (Symphytum-, Carduus-Arten u. a. Bei Genista sagittalis L. (vergl. Fig. 124) aber übertrifft die grüne, häutige Fläche, welche durch die Flügel der Stengelinternodien gebildet wird, jedenfalls bei weitem die Gesamtfläche der kleinen, ungegliederten Blätter. Die Stengel sind hier noch scharf in Internodien gegliedert, die Knoten, an welchen die Blätter entspringen, sind nicht „geflügelt", unterhalb jedes Blattes ist das Internodium durch zwei, der Blattfläche gleichsinnig verlaufende „Flügel" verbreitert. Die Blätter stehen noch nicht in zwei Zeilen.

Je mehr die Gliederung in Internodien und Knoten verschwindet und die nur in zwei Längsreihen angeordneten Blätter reduziert werden, desto mehr weicht die Sproßachse von ihrem gewöhnlichen Habitus ab, und wenn sie dazu begrenztes Wachstum aufweist, so erreicht sie eine auffallende Ähnlichkeit mit einem Blatte, die Bezeichnung „Phyllocladien" würde wohl am besten auf solche blattähnliche Sproßachsen begrenzten Wachstums beschränkt, während man andere verbreiterte als „Cladodien" bezeichnen könnte. Für beides seien einige Beispiele angeführt.

a) Unter den Pteridophyten kommen einige Lycopodien und die Equiseten in Betracht, namentlich die Gruppe der Psilotaceen. Diese besteht aus den beiden epiphytisch wachsenden Gattungen Psilotum und Tmesipteris, die beide keine Wurzeln, sondern wurzelähnliche Sproßachsen besitzen und an Standorten leben, an denen zeitweiliger Wassermangel leicht eintreten kann. Wir sehen dementsprechend bei den beiden Psilotum-Arten die Blätter zu kleinen, nur noch als Schutzorgane für den Vegetationspunkt in Betracht kommenden Schuppen verkümmert, während sie bei Tmesipteris zwar wohl entwickelt sind, aber durch ihre Vertikalstellung gleichfalls der xerophilen Ausbildung sich nähern. Bezeichnend ist, daß schon bei Psilotum bei einer Art, dem Ps. complanatum, die Sproßachse nicht mehr (annähernd) cylindrisch, sondern abgeflacht ist, ein Vorgang, der sich sehr vielfach bei den Samenpflanzen wiederholt.

---

[1]) Bei dieser Pflanze ist die Laubblattbildung nicht so ausschließlich auf das Keimlingsstadium beschränkt, wie bei Heleocharis (wo sie bei älteren Pflanzen meines Wissens nie beobachtet wurde, vielleicht aber doch künstlich hervorgerufen werden kann). Die an der Basis der „Halme" stehenden Blätter zeigen oft eine, gewöhnlich freilich kurz bleibende Lamina.

b) Gymnospermen[1]). Die Phyllocladus-Arten sind Bäume geringer Höhe oder Sträucher, welche in Neuseeland, Tasmanien etc. einheimisch sind. Sie besitzen cylindrische Hauptachsen mit spiralig gestellten Blättern, die klein und schuppenartig sind, bald vertrocknen und abfallen. In den Achseln derselben entwickeln sich flache, blattartige, in ihrem Umrisse an Farnblätter erinnernde Zweige, die ihrerseits wieder verzweigt sind, aber in einer Ebene, einzelne dieser Verzweigungen bilden sich zu Blüten aus. Es lassen die blattartigen Zweige eine Differenz im Baue der Ober- und Unterseite (wie die meisten Blätter) erkennen, letztere besitzt weit mehr Spaltöffnungen als erstere, auch hat die Oberseite unter der Epidermis ein Palissadengewebe, welches der Unterseite fehlt. (Ganz mit diesen Phyllocladien übereinstimmend im Habitus wie im Bau verhalten sich die, ebenfalls gefiederten Blättern ähnlichen Zweigsysteme von Thuja, bei welchen aber die Blätter noch vorhanden, dem Zweige angedrückt sind.) Es ist indes die Phyllocladien-Natur dieser Zweige hier noch nicht fixiert, denn die kräftigeren derselben können an ihrer Spitze wieder in radiäre, cylindrische Triebe übergehen, während diejenigen, bei welchen dies nicht der Fall ist, ohne Zweifel bald vom Stamme abfallen, ebenso wie die Kurztriebe von Pinus und diejenigen Kurztriebe von Larix etc., welche nicht in Langtriebe übergehen.

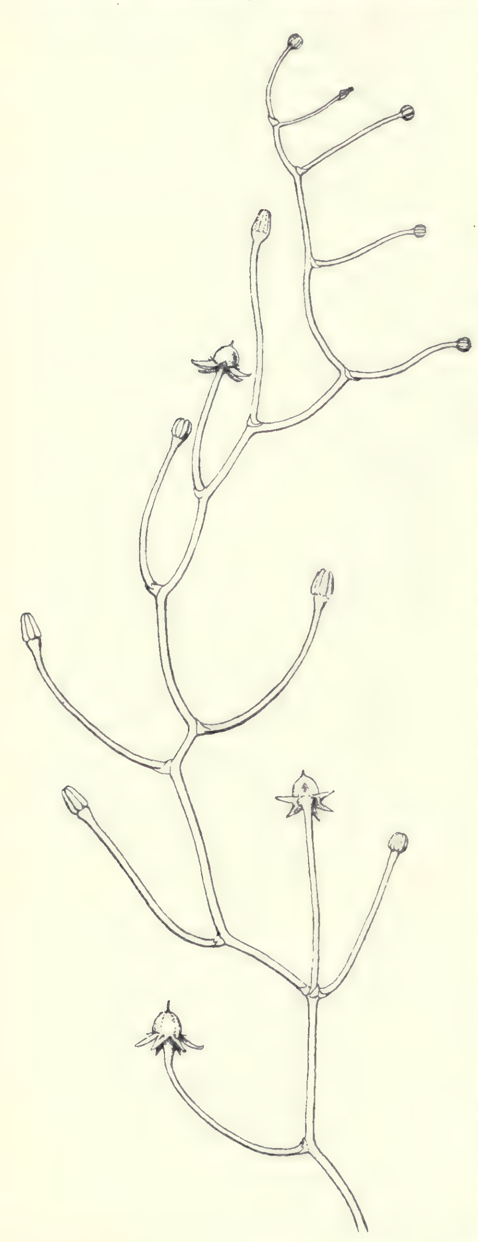


Fig. 425. Zweig von Bowiaea volubilis. Die chlorophyllhaltigen Blütenstiele dienen als Assimilationsorgane, in der unteren Region der Pflanze (und an jüngeren Exemplaren) sind die Blüten verkümmert. (Nat. Gr.)

c) Monokotylen. Als erstes Beispiel sei Bowiaea volubilis angeführt. Hier trägt die Sproßachse lange, schmale Laubblätter nur im Keimlingsstadium (d. h. bis die Zwiebel erstarkt ist). Später entwickelt sich aus der Zwiebel eine bedeutende Länge (über 2 m lange sind an kultivierten Exemplaren nicht selten) erreichende

[1]) Betreffs Sciadopitys vergl. p. 628.

windende Hauptachse, deren sparrig abstehende Seitenäste sie auch als „Spreizklimmer“ erscheinen lassen. Die gestreckten Achsen, an denen solche begrenzten Wachstums entstehen, bilden nur schuppenförmige Niederblätter, die cylindrischen Sproßachsen selbst dienen als Assimilationsorgane. Im oberen Teile erscheinen Blüten, deren Stiele (vergl. 425) genau dieselbe Gestalt haben wie die assimilierenden Kurztriebe. Mir scheint, daß der ganze von der Zwiebel entsandte Sproß eigentlich nur aus einer Inflorescenz entstanden ist, deren Auszweigungen die Fähigkeit zur Blütenbildung teilweise eingebüßt haben, und daß in Verbindung mit der Ausbildung assimilierender Achsen die Laubblattbildung zurücktrat. Ich führe diese Liliacee an, weil sie in etwas ursprünglicherer Weise mir dieselben Verhältnisse darzubieten scheint, die wir treffen in der Gattung Asparagus. Die Phyllocladien erscheinen hier in ziemlich verschiedener Gestalt. Bei Asparagus officinalis u. a. stellen sie nadelförmige, ganz blattlose Sproßachsen dar, diese stehen büschelförmig (in Doppelwickeln) in den Achseln von Niederblättern. Bei Asp. Sprengeri sind die Phyllocladien [1]) abgeflacht und deutlich blattartig, übrigens auf beiden Seiten gleich gebaut, bei Asp. (Myrsiphyllum) medeoloides ist die Blattähnlichkeit eine stark ausgeprägte, auch die anatomische Struktur (dorsiventraler Bau) und der Leitbündelverlauf stimmen mit dem der Blätter überein. Es ist die, zuerst wohl von Kunth ausgesprochene Vermutung, daß die Phyllocladien von Asparagus eigentlich aus den Stielen verkümmerter Blüten hervorgegangen seien [2]), eine plausible, sie macht auch die Blattlosigkeit derselben einigermaßen verständlich. Ein solches Sterilwerden von Blütenstielen und Inflorescenzachsen kommt bei der Rankenbildung sehr häufig vor.

Ruscus [von welcher Gattung Semele [3]) und Danaë neuerdings meist abgetrennt werden] hat durch seine Phyllocladien vielfach Veranlassung zu Erörterungen gegeben, bis in die neueste Zeit hat es nicht an Versuchen gefehlt, sie für Blätter zu erklären, namentlich auf Grund anatomischer Thatsachen: die Gefäßbündel bilden nur am Grund des Phyllocladiums einen Cylinder, in der blattähnlichen Fläche breiten sie sich aus. Daß dies gegenüber den klar zu Tage tretenden morphologischen Thatsachen nicht ausschlaggebend sein kann, ist einleuchtend. Die Ruscus-Arten mit blattartig ausgebildeten Zweigen (R. aculeatus, hypoglossum, hypophyllum u. a.) besitzen einen unterirdischen Wurzelstock, aus dem alljährlich im Frühjahr spargelähnliche Sprosse über den Boden treten. Diese Sprosse besitzen zu unterst eine Anzahl scheidenförmiger, relativ ansehnlicher, an der Spitze gewöhnlich grün gefärbter Blätter [4]). Daß diese Blätter als rückgebildete Laubblätter zu betrachten sind, geht schon aus der Thatsache hervor, daß, wie p. 144 erwähnt wurde, Semele androgyna an der Keimpflanze große, wohl entwickelte Laubblätter besitzt, auch hat Askenasy (a. a. O. p. 22)

---

[1]) Abbildungen bei Reinke, Die Assimilationsorgane der Asparageen (Jahrb. für wissensch. Bot., 31. Bd., Heft 2), woselbst auch weitere Litteratur angeführt ist. Es sei hier bemerkt, daß die Blütenstiele bei A. Sprengeri nicht blattartig abgeflacht, sondern cylindrisch sind.

[2]) Vergl. Kunth, Enum. plantarum, T. V., p. 105 (betreffs Asp. = Myrsiphyllum medeoloides): „folia squamaeformia, pedunculos 1—3 fertiles uniflores . . . . et unum sterilem, foliiformem, magis minusque inaequilaterum (cladodium) stipantia.

[3]) Hier entspringen die Blütenstände an den Rändern der Phyllocladien, bei Ruscus auf der Oberseite derselben, bei Danaë sind die Inflorescenzen von den Phyllocladien getrennt.

[4]) Vergl. Schacht, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. Flora, 1853, p. 457 ff. Askenasy, Botan. morpholog. Studien, Frankfurt 1872, p. 3 ff. Celakovsky, Über die Phyllocladien der Asparageen. Denkschriften der Böhm. Akademie 1893. Reinke a. a. O.

bei Danaë racemosa die interessante Anomalie beobachtet, daß auf diese scheidenförmigen Niederblätter zuweilen einige Blätter mit langem Stiele und eiförmiger, grüner Spreite folgten, die etwa wie Convallaria-Blätter aussehen: eine Erscheinung, welche wir wohl als Rückschlag auf die Blattform, welche Ruscus ursprünglich, vor dem Auftreten der Phyllocladienbildung besaß, betrachten dürfen. Gewöhnlich aber streckt sich der Stengel oberhalb der Scheidenblätter und produziert dann eine Anzahl kleiner, dünnhäutiger, bald abfallender Schuppen, in deren Achseln die blattähnlichen Zweige stehen [1]). Auch die Sproßspitze selbst bildet sich gewöhnlich blattartig aus. Diese sämtlichen Teile eines Ruscus-Sprosses sind schon angelegt, wenn er sich im Frühjahr über den Boden erhebt. Auf diesen flachen Zweigen stehen auch gewöhnlich die Blüten, resp. die wenigblütigen Inflorescenzen, und zwar bei R. aculeatus (vergl. Fig. 101) und hypoglossum auf der Oberseite, bei R. hypophyllum auf der Unterseite. Sie stehen in der Achsel eines Blattes, des einzigen, welches die flachen Zweige überhaupt besitzen, es sproßt schon früh aus dem blattartigen Zweige hervor, der ähnlich wie andere Zweige angelegt wird. Dieses Stützblatt vertrocknet bei R. aculeatus u. a. meist früh, während es bei R. hypoglossum größer und lederartig ist und in seinem Bau mit dem flachen Zweige übereinstimmt, was erwähnt sein mag, weil diese Thatsache zu unrichtigen Deutungen Veranlassung gegeben hat. Die Phyllocladien von R. aculeatus stellen sich übrigens nicht so, daß sie eine Fläche nach oben, eine nach unten kehren, sondern sie machen eine Drehung von 90° und kehren dem Sprosse, an dem sie stehen, die scharfe Kante zu, also ähnlich wie die Phyllodien der neuholländischen Acacien. Doch dürfte dies nach Beleuchtungsverhältnissen wechseln.

d) D i k o t y l e n. Phyllocladien, resp. Cladodien kommen hier in verschiedenen Familien vor, es muß genügen, einige wenige Beispiele anzuführen.

1) P a p i l i o n a c e e n. Von den vielgestaltigen Vegetationsorganen [2]) führe ich nur weniges an.

Carmichaelia. Diese hauptsächlich neuseeländische Gattung ist interessant, weil hier die Reduktion der Blätter und die damit verbundene Abflachung der Sproßachsen sich ohne weiteres als Anpassungserscheinung zu erkennen giebt. Einzelne Arten haben cylindrische, beblätterte Sproßachsen, so C. exsul, ebenso C. flagelliformis, bei der aber die Blätter an sonnigen Standorten verkümmern, während sie an schattigen entwickelt sind [3]). Die meisten Arten haben (von den ersten Jugendstadien abgesehen, vgl. p. 145) abgeflachte Sproßachsen, deren Blattentwicklung, wie es scheint, gleichfalls in hohem Maße von äußeren Bedingungen abhängig ist, namentlich die jungen Triebe tragen auch an kultivierten Exemplaren noch Laubblätter, während ältere meist nur ganz reduzierte Blätter hervorbringen. Ähnliche Verschiedenheiten finden sich bei der Gattung Bossiaea.

2) R h a m n a c e e n. Die Gattung Colletia ist dadurch von Interesse, daß bei C. spinosa die Sprosse cylindrisch (mit reduzierter Blattbildung) sind. C. cruciata u. a. besitzen dagegen in der Vertikalebene abgeflachte

---

[1]) Bei R. aculeatus und Danaë stehen sie an den Seitenachsen, nur beim Keimling z. B. von R. aculeatus an der Hauptachse.

[2]) Abbildungen bei REINKE, Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen, I—VII, Jahrb. für wiss. Bot., 30. Bd., daselbst auch weitere Litteratur.

[3]) Vergl. L. COCKAYNE, An inquiry into the seedling forms etc. Transactions N. Z. Institute, Vol. XXXI.

Kurztriebe, aber ihre Keimpflanzen stimmen ziemlich lange mit der Form überein, welche C. spinosa zeitlebens zeigt, auch treten an „älteren" Exemplaren Rückschlagssprosse auf das Jugendstadium auf[1]).

3) Phyllanthus (Euphorbiaceen). Auf das Verhalten einiger Phyllanthus-Arten wurde im allgemeinen Teile (p. 83) hingewiesen. Es waren das solche mit blattähnlichen, dorsiventralen Seitensprossen, die an ihrer Basis — ähnlich wie ein Blatt eine Achselknospe — eine Knospe tragen, aus der ein Langtrieb hervorgehen kann. Es ist wahrscheinlich, daß, wie Dingler (a. a. O.) vermutet, die Ausbildung dieser blattähnlichen Kurztriebe die Ursache der Verkümmerung der Laubblätter der Hauptsprosse zu Niederblättern war. An der Keimpflanze treten noch Laubblätter auf. Noch weiter geht die Umbildung der Sprosse bei der als „Xylophylla" bezeichneten Sektion der Gattung, wo die Sproßachsen zu blattähnlichen[2]) Phyllocladien ausgebildet sind, die nur an der Keimpflanze noch Laubblätter, später nur kleine Schuppenblätter tragen. Diese Phyllocladien werden noch normal cylindrisch angelegt, verbreitern sich dann aber flächenförmig. — Andere Beispiele, wie die Polygonee Mühlenbeckia platyclados, die Umbellifere Siebera compressa, sollen nicht eingehender besprochen werden. Dagegen sei hier noch kurz erwähnt

4) die Kakteenform. Darunter verstehen wir assimilierende Sproßachsen mit fleischigem, zugleich als Wasserspeicher dienendem Gewebe. Wasserspeicherung kommt auch bei anderen assimilierenden Sproßachsen (unter den Papilionaceen bei Carmichaelia crassicaulis, Notospartium u. a., bei Kleinia und anderen Compositen, Geraniaceen etc.) vor, aber die Kakteenform, welche sich bei den Kakteen, den succulenten Euphorbien und Stapelien wiederholt, ist doch eine besonders charakteristische. Was die Sproßbildung der Kakteen anbelangt, so sei auf die oben (p. 146) gegebene kurze Darstellung und auf die ausführliche in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen", sowie auf die p. 615 angeführte Arbeit von Ganong verwiesen.

Als umgebildete Sprosse werden alle die zu betrachten sein, welche die Assimilationsarbeit ganz oder doch der Hauptsache nach mit anderen Funktionen vertauscht haben. Die Umbildung von Sprossen zu Dornen, wie sie bei Prunus-Arten, Rhamnus cathartica, Ononis spinosa u. a. vorkommt, stimmt mit den oben erwähnten Sprossen, deren Achse als Assimilationsorgan dient, insofern überein, als auch die Dornensprosse ihre Blätter verkümmern lassen. Ohnehin fehlt es nicht an Mittelstufen zwischen solchen Sprossen, welche die Funktion der Laubblätter übernehmen, und solchen, die sich zu Dornen ausbilden: bei manchen ist dies gleichzeitig der Fall. So enden die blattartigen Sprosse von Ruscus aculeatus in einen Dorn, und dasselbe ist bei den sonderbaren flachen Sprossen von Colletia cruciata der Fall. Es fehlt auch hier nicht an Übergangsformen von normalen Laubsprossen zu Dornen. Diese finden sich z. B. bei den Pomaceen und Amygdaleen[3]). Die Dornzweige von

[1]) Abbildung S. I, p. 17.

[2]) Dingler vermutet, daß das „phanerogame Blatt" auf dieselbe Weise entstanden sei, d. h. einen Flachsproß darstelle. Demgegenüber sei darauf hingewiesen, daß 1) die Entwicklung der Phyllocladien bei Phyllanthus selbst auf eine Entstehung aus beblätterten Sprossen deutlich hinweist; 2) wir bei den Lebermoosen gesehen haben, daß „das Blatt" in verschiedenen Reihen und von verschiedenen Ausgangspunkten sich entwickelt hat.

[3]) Vergl. z. B. Delbrouck, Die Pflanzenstacheln, in Hanstein, Bot. Abhandl., II, p. 17. Areschoug, Beiträge zur Biologie der Holzgewächse, Lund 1871. Lunds Universitets Arsskrift, T. 12.

Crataegus oxyacantha z. B. bilden, ehe sie ihr Wachstum durch Verdornung ihrer Spitze abschließen, zuerst einige rudimentäre Laubblätter, die aber bald abfallen, und besitzen an ihrer Basis ein paar Knospen, die im nächsten Jahre zu Kurztrieben auswachsen. Auch andere Zweige (ARESCHOUG's „falsche Kurzzweige") verdornen, nachdem sie einige Laubblätter produziert haben, deren Achselknospen im nächsten Jahre auswachsen. Schneidet man den Sproß, an dem ein normal zum Dorne werdender Crataegustrieb als Seitenzweig steht, rechtzeitig ab, so kann man dadurch den letzteren nötigen, sich zum Laubtriebe statt zum Dorne auszubilden, und denselben Effekt hat bekanntlich die Kultur bei Pyrus Malus und anderen Pomaceen. Wie an den Phyllocladien, wird also auch an den zu Dornen umgewandelten Sprossen die Laubblattbildung rudimentär, bei manchen zu Dornen umgewandelten Sprossen fehlt sogar die Blattbildung vollständig, ähnlich wie bei den nadelförmigen Zweigen von Asparagus.

Auf die Sprosse, welche als Speicherorgane dienen, braucht hier nicht näher eingegangen zu werden. Die Gestaltung von Zwiebeln und Knollen wird in jedem Lehrbuch erörtert, und über die Bedingungen, welche für das Auftreten dieser Organe maßgebend sind, wissen wir nichts. Die meisten dieser Speichersprosse (zu denen auch die oben erwähnte Kakteenform gehört) gehen überdies aus geophilen Sprossen hervor, doch zeigt schon das erwähnte Beispiel der Kakteenform, daß auch oberirdische (Licht-)Sprosse derselben Funktion dienstbar gemacht werden, und viele andere Pflanzen bilden oberirdische Knöllchen resp. Zwiebeln. In eigentümlicher Weise geschieht dies z. B. bei Vitis pterophora, bei der gegen das Ende der Vegetationsperiode hin die Sproßspitzen verkümmern und ein oder zwei Internodien unterhalb derselben anschwellen, samt der (resp. den) daraufsitzenden Knospen abfallen und nach der Ruheperiode (es handelt sich offenbar hauptsächlich um Überstehen von Trockenzeiten) wieder austreiben[1]).

Kletterpflanzen. Es wurde sowohl bei der Besprechung der Umbildung der Blätter zu Kletterorganen (Haken, Ranken) als bei der der Wurzelbildung auf Eigentümlichkeiten der Organbildung einiger Arten von Kletterpflanzen hingewiesen. Hier ist deshalb nur die Sproßbildung anderer Kletterpflanzen zu erwähnen. Wir sehen dabei ab von den in den physiologischen Lehrbüchern behandelten Wuchserscheinungen, wie Cirkumnutation u. dergl., und heben nur einige Fälle von mit der Lebensweise in Beziehung stehender Ausbildung der Sprosse hervor.

1) Such-Sprosse. Bei den europäischen Schling- und Rankenpflanzen, die — etwa von Lonicera Periclymenum und Clematis Vitalba abgesehen — beträchtliche Höhe nicht erreichen, genügt die gewöhnliche vegetative Sproßbildung. Bei tropischen Kletterpflanzen finden wir dagegen vielfach Sprosse entwickelt, die ich als „Sucher" bezeichnen möchte. Sie sind dazu bestimmt, in raschem Wachstum sich verlängernd, eine Stütze zu suchen. Sie sind befähigt, eine Zeit lang ohne Stütze vertikal zu wachsen, wobei sie mit ihrer Spitze unaufhörlich große Kreise beschreiben. Sie werden um so beträchtlichere Länge erreichen können, je mehr das Gewicht der Blätter verringert ist[2]). Das kann nun auf

---

[1]) Abbildung bei LYNCH, On branch tubers and tendrils of Vitis gongylodes. Linn. Soc. Journ. Bot., Vol. XVII.

[2]) Vergl. RACIBORSKI, Über die Vorläuferspitze. Flora, 1900, 87. Bd., p. 1 ff., TREUB, Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, III, 1883, p. 44; Observations sur les pl. gr. du jard. bot. de Buitenzorg, ibid. p. 160.

verschiedene Weise geschehen. Es findet eine Hemmung in der Blattentwicklung statt, die entweder eine zeitweilige oder eine dauernde sein kann. Die „Sucher“ entstehen erst, wenn die Pflanze hinreichend erstarkt ist und sich unter günstigen Lebensbedingungen befindet.

a) Zeitweilige Hemmung. Hier kommen in Betracht die oben erwähnten Pflanzen, deren Blätter „Vorläuferspitzen“ bilden (p. 505), in anderen Fällen sind die Nebenblätter ausgebildet, während die Blattanlage selbst noch unentwickelt ist (z. B. Büttneria pilosa, Papilionaceen u. a.). Von besonderem Interesse ist, daß vielfach eine Weiterentwicklung der Blätter nur stattfindet, wenn die „Sucher“ eine Stütze erreicht haben (z. B. Banisteria aurea, Beaumontia grandiflora), was so weit gehen kann, daß die stützenlos gebliebenen Sucher die jungen Blätter abwerfen (Combretum, viele Apocyneen, Derris elliptica u. a.), ja, es stirbt schließlich der ganze Sproß ab. Es liegt hier eine eigenartige Reizerscheinung vor, deren Nutzen für die Pflanze einleuchtet — sie spart die Baustoffe für die Entwicklung der Blätter und Sprosse auf für diejenigen Sprosse, die sie am besten verwenden — deren Zustandekommen im einzelnen aber noch nicht aufgeklärt ist; um „Kontaktreize“ handelt es sich dabei nicht. Es sei daran erinnert, daß schon SACHS[1]) darauf hingewiesen hat, daß bei europäischen Schlingpflanzen „kräftige Sprosse, wenn sie über die Stütze hinauswachsen oder überhaupt keine finden, erkrankten und verkümmerten; es ist leicht wahrzunehmen, daß ein längere Zeit ohne Stütze gewachsener Sproß nach wenigen Tagen gewissermaßen neu auflebt und viel kräftiger fortwächst, wenn man ihm Gelegenheit giebt, eine Stütze zu umwinden“. Diese Reizbarkeit — die Abhängigkeit des Gedeihens von der Ausübung der Funktion, hier der Erreichung einer Stütze — ist also bei den Suchern nur in besonders hohem Maße ausgebildet. Die ihre Blätter abwerfenden Sucher bilden in gewissem Sinne auch einen Übergang zu denjenigen, welche

b) dauernde Hemmung der Blattentwicklung zeigen. Hier ist eine Arbeitsteilung eingetreten, die einen Sprosse, welche als Sucher (und später zur Befestigung) dienen, haben nur Niederblätter, die Laubblätter sind auf nicht kletternde Kurztriebe beschränkt (z. B. Gnetum funiculare, Melodorum bancanum, Myxoporum nervosum u. a.). Dasselbe tritt auch bei Rankenpflanzen auf, bei denen dann die Ranken auf den Kurztrieben stehen. Die Arbeitsteilung zwischen Lang- und Kurztrieben kann aber eine verschiedene scharfe sein[2]), bei manchen Malpighiaceen (Hiptage obtusifolia u. a.) tragen z. B. die Langtriebe an ihrer Basis noch Laubblätter, weiter oben Niederblätter, die beblätterten Kurztriebe aber können zu Langtrieben auswachsen, und die letzteren, wenn sie keine Stütze erreicht haben, an der Spitze wieder zur Laubblattbildung übergehen, sie erfahren also eine Hemmung, die weniger stark ist als die für die Sucher anderer Pflanzen oben erwähnte[3]).

Bei anderen Pflanzen ist dagegen jede Knospe schon durch ihre Stellung unabänderlich zum Lang- oder Kurztrieb bestimmt, es findet also (auch bei Entfernung der Langtriebe) keine Umbildung der Kurztriebe statt (Beispiele dafür bei MASSART a. a. O.).

---

[1]) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., p. 711.

[2]) Vergl. J. MASSART, Sur la morphologie du bourgeon. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. XIII, No. 1.

[3]) Vergl. auch RACIBORSKI, a. a. O. p. 36.

2) Umbildung der Sprosse zu Kletterorganen[1]. Kaum von einer Umbildung kann man weder bei den „Spreizklimmern“, welche durch spreizende Zweige sich an anderen Pflanzen festhalten, sprechen. Die Sproßbildung der Schlingpflanzen wurde oben besprochen, hier kommen deshalb vor allem die Sproßranken in Betracht. Wie wir bei den Blattranken sahen, daß bei manchen Pflanzen in ihrer Gestaltung unveränderte, nur für Kontaktreize empfindliche Blätter als Ranken funktionieren, so finden wir auch bei manchen „Zweigkletterern“, welche Fr. Müller zuerst näher kennen gelehrt hat, gewöhnliche Zweige als Kletterorgane thätig. Als Beispiel sei Securidaca Sellowiana (Fig. 426), eine brasilianische Polygalee, erwähnt. Diese besitzt nicht reizbare, mit gestreckten Internodien versehene Langtriebe und an diesen beblätterte Seitenzweige, die ebenso wie die Zweige höherer Ordnung für Reibung reizbar sind (vergl. Fig. 426). Bei anderen Pflanzen finden wir an den als Ranken dienenden Sprossen eine Reduktion der Blätter auftreten, die bei Salacia z. B. bei den verschiedenen Arten in verschiedenen Abstufungen erfolgt, das Ende der Rückbildung sind Zweigranken, welche ihre Blätter auf frühen Entwicklungsstadien verkümmern lassen und so im ausgebildeten Zustand blattlos erscheinen, so z. B. auch bei Acacia lacerans, velutina u. a.



Fig. 426. Securidaca Sellowiana Klotzsch. Sproß mit rankenden Seitenzweigen. $^{2}/_{8}$ nat. Gr. Nach H. Schenck.

Die Hakenkletterer besitzen als Kletterorgane Haken, die nach dem Erfassen der Stütze eine Verdickung erfahren. Sie sind in den meisten Fällen aus Inflorescenzstielen hervorgegangen[2], deren Blüten unterdrückt sind, wie denn überhaupt Inflorescenzen sehr häufig sich zu Kletterorganen ausbilden. Bei Utricularia reticulata z. B., deren vegetative Sproßachsen im Boden stecken, windet die langgestreckte Inflorescenzachse; wenn wir uns denken, daß bei anderen Inflorescenzen eine Reizbarkeit der Achsen (oder eines Teiles derselben) eintrat und wenn eine Arbeitsteilung in reizbare und nicht reizbare erfolgte, und letztere dann schon in einem frühen Entwicklungsstadium der Pflanze auftraten, so ge-

---

[1]) Vergl. das über die Blattranken und die Wurzeln der Wurzelkletterer Gesagte. Eine zusammenfassende (in morphologischer Beziehung aber nicht überall einwurfsfreie) Darstellung der Kletterpflanzen hat H. Schenck gegeben, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, in Botan. Mitth. aus den Tropen, herausgeg. von Schimper, Heft IV und V, daselbst die ältere Litteratur.

[2]) Ob bei den Olaceen, wie Schenck annimmt, die Zweigdornen reizbar geworden sind, scheint mir zweifelhaft.

winnen wir ein Bild dafür, wie die Funktionsänderung vor sich gegangen sein kann. Außerdem sind Übergangsformen zwischen Ranken und Inflorescenzen bei den betreffenden Pflanzen häufig genug, sei es nun, daß es sich um „Uhrfederranken" handelt (deren dünne, spiralig eingerollte, aber sich nicht an die Stütze fest anlegende Ranken infolge des Kontaktreizes dicker und härter werden) [Fig. 427] oder um Fadenranken wie bei Passiflora, Vitis u. a.; Bildungen, die hier nur kurz erwähnt werden können.

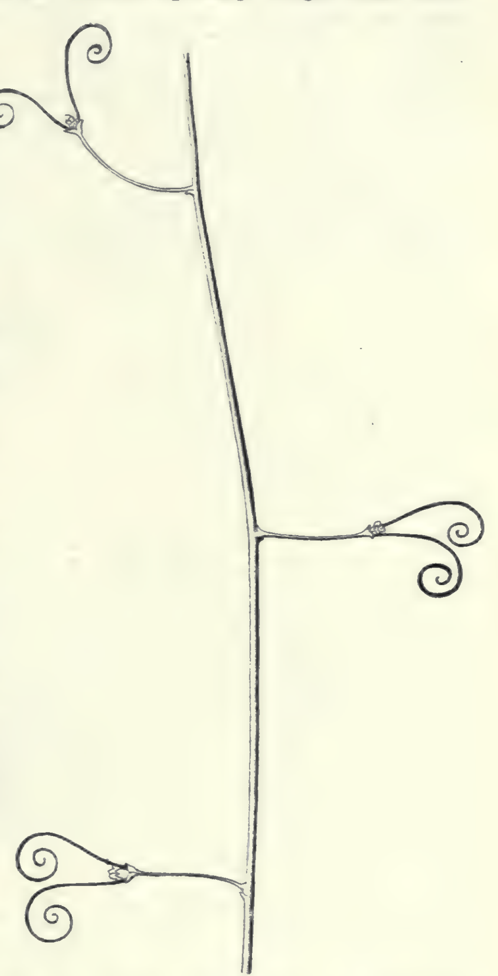


Fig. 427. Zweig von Bauhinia sp. (Blumenau) mit Uhrfederranken. $^2/_3$ nat. Gr. Nach H. SCHENCK.

Es mag hier daran erinnert werden, daß wir oben (p. 630, 633) gleichfalls Fälle anführten, in denen Sproßachsen, die ursprünglich im Dienste der Blütenbildung standen, wieder zu vegetativen Funktionen verwendet wurden und daß an solchen Sproßachsen zu beachten ist, daß 1) die Blütenbildung ganz und gar unterdrückt worden war; 2) (offenbar in Zusammenhang damit) das Auftreten dieser Sproßachsen in ein früheres Entwicklungsstadium als das, in welchem die Inflorescenzen auftreten, verlegt werden kann.

b) Plagiotrope Sprosse. Auf die allgemeinen Beziehungen zwischen orthotropen und plagiotropen Sprossen wurde im allgemeinen Teile (p. 55) hingewiesen. Es wurde dort auch hervorgehoben, daß ein und derselbe Sproß in verschiedenen Stadien seiner Entwicklung seine Richtung (von der orthotropen zur plagiotropen) wechseln kann, und daß bei manchen auch äußere Faktoren — namentlich die Lichtintensität — über orthotropen und plagiotropen Wuchs entscheiden. Auf die Verhältnisse, wie sie bei Holzgewächsen mit orthotroper Hauptachse und plagiotropen Seitenachsen sich finden, wurde bei Besprechung der Symmetrieverhältnisse (p. 80), der Korrelationen (p. 184) und der Anisophyllie (p. 215) eingegangen, die plagiotropen Sprosse der Wurzelkletterer fanden (p. 136) Erwähnung, es ist deshalb hier nur erforderlich, auf die Gestaltung der plagiotropen Sprosse krautiger Pflanzen hinzuweisen. Bei vielen krautigen perennierenden Pflanzen finden wir die blütentragenden Sprosse orthotrop, die vegetativen plagiotrop; sie entfernen sich meist von dem blühenden orthotropen Sproß durch Streckung eines oder aller Internodien und dienen so zugleich der vegetativen Verbreitung. Dabei kann

sich der plagiotrope Wuchs verschieden äußern: die einen Sprosse sind zunächst orthotrop, biegen sich dann über, werden plagiotrop (kriechend), bewurzeln sich, wenn sie den Boden erreichen und erheben sich dann im nächsten Jahre (unter günstigen Umständen) wieder als orthotrope Sprosse, so z. B. Galeobdolon luteum, andere sind von Anfang an schief gerichtet (Ajuga reptans, Glechoma hederacea) oder kriechend (Potentilla anserina u. a.). Bei dieser letzteren und P. reptans, sowie Duchesnea (Fragaria) indica sind die „Ausläufer", wie IRMISCH[1]) nachgewiesen hat, eigentlich die (lateralen) Blütenstengel, die mit einer Blüte abschließen, an der Achsel des untersten Vorblattes der Blüte entspringt ein neuer, sich bald bewurzelnder Laubsproß, der wieder laterale Blüten hervorbringt etc. Auch bei Fragaria finden sich Übergänge zwischen Inflorescenzen und Ausläufern, wir werden solche auch sonst erwarten können, namentlich bei Pflanzen, deren vegetative Sprosse

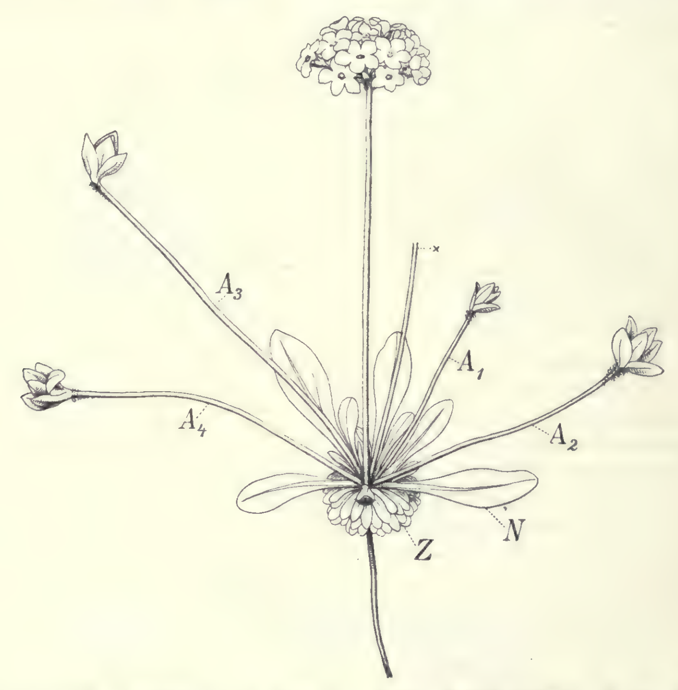


Fig. 428. Androsace sarmentosa. $^1/_2$ nat. Gr. Z die Speicherblätter, N die Laubblätter A_1—A_4 Ausläufer. Die blühende Pflanze ist auch aus einem Ausläufer, von dem unten noch ein Stück zu sehen ist, entstanden.

„gestauchte" (kurz bleibende) Internodien besitzen. In ihren Inflorescenzen besitzen sie Sprosse, welche durch die Verlängerung eines oder mehrerer Internodien über die Laubrosette emporgehoben sind. Wird an diesen Inflorescenzen die Blütenbildung unterdrückt oder in einen späteren Zeitpunkt verlegt, so können daraus ohne weiteres „Ausläufer" hervorgehen. Ein solches Vegetativwerden von Inflorescenzen ist oben (z. B. p. 630, 632) mehrfach angenommen worden, es findet sich auch

[1]) Bot. Zeit., 1850, p. 292, vergl. auch die Arbeit von MAIGE, Recherches biologiques sur les plantes rampantes. Ann. d. sc. nat. Sér. VIII, T. XI, p. 249 ff.

bei einigen Wasser- und Sumpfpflanzen, die in den Inflorescenzen vegetative Knospen bilden, welche dadurch an resp. über den Wasserspiegel gelangen (vgl. das S. II geschilderte Verhalten von Alisma natans, Limnamenthemum Humboldti u. a.), es werden eben die Organe zur vegetativen Vermehrung herangezogen, die von vornherein am meisten dafür geeignet sind. Wir können uns also z. B. denken, die in Fig. 428 abgebildete Androsace sarmentosa sei ursprünglich eine einjährige Pflanze gewesen, die außer der terminalen Inflorescenz auch noch (später auftretende) axilläre besaß. In diesen letzteren aber wurde die Blütenbildung bis zur nächsten Vegetationsperiode verschoben, sie entwickeln statt der Blütendolde zunächst eine vegetative Blattrosette und stellen so die mit *A* bezeichneten, im nächsten Jahre zur Blüte gelangenden Sprosse dar. Das ist zunächst nur eine, willkürlich gemachte Annahme. Bei den unten zu erwähnenden Labiaten aber haben wir allen Grund zu der Annahme, daß die plagiotropen Sprosse eigentlich aus orthotropen hervorgegangen sind, die eine Hemmung der Blütenbildung erfahren haben. Die plagiotropen Sprosse dienen in diesen Fällen namentlich auch als vegetative Vermehrungsorgane, als „Wandersprosse" (Fig. 428), welche für die Ausbreitung der Pflanze und die Ausnützung neuer Standorte von Bedeutung sind. Andere Pflanzen zeigen bei der Gesamtheit des Sproßsystems einen plagiotropen Wuchs, sie sind dem Boden angeschmiegt und haben vielfach dorsiventralen Charakter angenommen. So die früher (p. 105) wegen ihrer Blattbildung erwähnte Anthyllis tetraphylla. Die Richtung wird hier vor allem durch das Licht bedingt, schon bei geringer Schwächung der Lichtintensität richten sich die Sprosse, wie mir Kulturexemplare zeigten, auf. Es dürfte der plagiotrope Wuchs für derartige bei starker Beleuchtung plagiotrop wachsenden Pflanzen namentlich dadurch von Bedeutung sein, daß er die Wasserdunstung vermindert, die Wasserzufuhr erleichtert, ähnlich wie wir dies früher (p. 145) für den plagiotropen Wuchs von Lebermoosen hervorgehoben haben. Indes kann auf diese Beziehungen sowie auf die Faktoren, welche z. B. bei Alpen- und Polarpflanzen den plagiotropen Wuchs bedingen, nicht näher eingegangen werden. Es sei nur an einem Beispiel, dem der Labiaten, kurz auf die Beziehungen zwischen der Bildung plagiotroper mit gestreckten Internodien versehener Sprosse und den Lebensbedingungen hingewiesen.

Hierbei zeigt sich, so weit ich sehen kann, daß derartige plagiotrope Sprosse nicht auftreten bei den Arten, welche an trockenen, sonnigen Standorten wachsen[1]. Sie bilden ein verholztes Gerüst orthotroper Sprosse. Man vergleiche z. B. Thymus vulgaris, einen kleinen, an trockenen, sonnigen Standorten wachsenden Strauch Südeuropas mit lauter aufstrebenden Achsen mit Th. Serpyllum, das zwar auch auf verhältnismäßig stark besonnten trockenen Wiesen, aber doch zwischen anderen

[1]) Bei anderen Pflanzen ist dies bekanntlich anders, so (abgesehen von den oben erwähnten) bei manchen kriechenden Meeresstrandpflanzen (z. B. Ipomoea pes caprae) u. a. Es wäre näher zu untersuchen, wie hier der plagiotrope Wuchs zustande kam, er kann von verschiedenen Ausgangspunkten und in Beziehung zu verschiedenen äußeren Reizen zustande gekommen sein. Wir sahen z. B. früher, daß die rindenbewohnenden plagiotropen Lebermoose gar nicht geotropisch sind, und daß der plagiotrope Wuchs namentlich für die Wasserversorgung in Betracht kommt (p. 145). Bei Gebirgs- und Polarpflanzen spielen Temperaturverhältnisse jedenfalls eine Rolle. Im obigen kam es mir auf ein specielles Beispiel von Pflanzen mit radiären Blütensprossen und plagiotropen Ausläufern an, aber es soll damit keineswegs ein allgemein für alle plagiotropen Sprosse giltiges Schema aufgestellt werden.

Pflanzen wächst, welche die Triebe beschatten. Die vegetativen Sprosse sind hier plagiotrop, selbstverständlich kommt auch die kürzere Vegetationszeit in Betracht, welche der Ausbildung eines holzigen Sproßgerüstes weniger günstig ist und Empfindlichkeit gegen Kälte. Auch Lavendel, Rosmarin u. a. an sonnigen, trockenen Standorten wachsende Formen haben keine ausgesprochen plagiotropen Sprosse. Wohl aber finden wir (im allgemeinen) solche um so mehr entwickelt, je mehr die Pflanze an feuchteren und schattigeren Standorten wächst, also auf Wiesen, in Hecken. Hier würde die Ausbildung vegetativer orthotroper Sprosse, die höher an das Licht emporgehoben werden, einen beträchtlichen Materialaufwand erfordern. Die Ausnützung des geminderten Lichtes kann einfacher durch plagiotrope Sprosse erfolgen, denen der feuchte Boden zugleich Gelegenheit zur Bewurzelung bietet. So findet dann, ähnlich wie dies von anderen Pflanzen hervorgehoben wurde, eine Umbildung der (bei einjährigen Labiaten allein vorhandenen) orthotropen Sprosse in plagiotrope statt, die an einigen Beispielen erläutert werden soll.

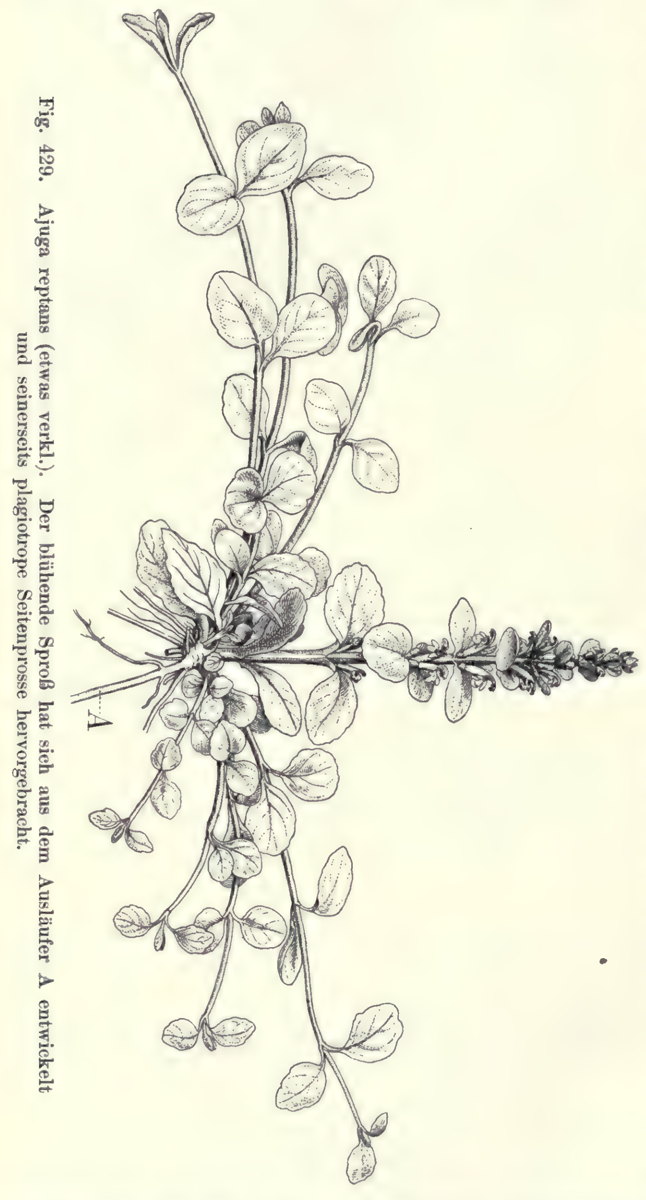


Fig. 429. Ajuga reptans (etwas verkl.). Der blühende Sproß hat sich aus dem Ausläufer A entwickelt und seinerseits plagiotrope Seitensprosse hervorgebracht.

1) Ajuga reptans[1]) (Fig. 429). Der Keimsproß ist orthotrop, er bildet im ersten Jahre eine Rosette dekussierter Laubblätter und treibt

[1]) Vgl. auch IRMISCH, Beitr. zur vergl. Morph. der Pflanzen II, Labiaten, Halle 1856 (p. 29).

meist im zweiten Jahre die terminale Inflorescenz. Die Seitenknospen werden zu plagiotropen Ausläufern (mit gestreckten Internodien), sie bewurzeln sich später und bilden an ihrer Spitze eine neue Blattrosette (mit gestauchten Internodien), die bei im Sonnenlicht wachsenden Pflanzen schon im ersten Jahre zur Blütenbildung übergehen kann, gewöhnlich aber erst im zweiten dazu gelangt. Orthotrope Sprosse, die nur wenig Blüten hervorbringen (solche entstehen gelegentlich als Seitensprosse) können nach der Blütezeit zu plagiotropen Ausläufern werden[1]), die letzteren sind wohl auch aus orthotropen blühenden Sprossen durch Anpassung hervorgegangen.

2) Glechoma hederacea. Hier haben wir einen Fall, der wegen des Vergleichs mit dem früher besprochenen von Hedera Helix u. a. von Interesse ist (p. 136). Wir sahen dort, daß die Jugendform sich dem plagiotropen Wuchse angepaßt hat, und die Bildung orthotroper Sprosse erst später eintritt, daß dies Verhalten aber offenbar ein abgeleitetes ist. Bei Gl. hederacea sind Jugendform und Folgeform zwar der Gestaltung nach nicht sehr verschieden, zeigen aber einen verschiedenen Wuchs. Die Achse des Keimsprosses wird sofort plagiotrop und bewurzelt sich aus den Stengelgliedern, sie erreicht eine Länge von 30 cm und darüber. Im nächsten Jahre bildet sie unter günstigen Bedingungen (von den Verzweigungen sehen wir hier ab) einen orthotropen blühenden Sproß, an dessen Basis später plagiotrope Seitenzweige entstehen. Aber auch der orthotrope Blütensproß kann[2]) an seiner Spitze wieder in einen plagiotropen Sproß übergehen (wie auch Irmisch und andere beobachtet haben), es geschieht dies namentlich bei Pflanzen, die an Standorten mit tieferem Schatten wachsen. Sie bringen auch weniger Blüten hervor, während die bei starker Beleuchtung erwachsenen orthotropen Sprosse mehr Blüten produzieren und meist nicht vegetativ (plagiotrop) weiter wachsen. Bei Glechoma ist die Neigung, plagiotrope Sprosse zu bilden, also schon viel tiefer gewurzelt, nicht nur ist die Keimachse plagiotrop, auch die orthotropen Sprosse gehen verhältnismäßig leicht in plagiotrope über, es dürfte dies mit den Standortsverhältnissen zusammenhängen, Glechoma wächst an mehr schattigen Standorten.

Die Gattung Stachys sei hier angeführt, weil sie den Übergang von plagiotropen Lichtsprossen in Erdsprosse zeigt. St. silvatica hat plagiotrope Sprosse, die bald auf, bald in dem Boden wachsen. Im ersten Fall haben sie durchweg Laubblätter und gelangen oft noch im Oktober zur Blüte, im zweiten haben sie Schuppenblätter[3]), treten aber im Herbst gewöhnlich mit der laubblätterigen Spitze über den Boden (Irmisch, a. a. O. p. 15), im direkten Sonnenlicht sollen diese plagiotropen Sprosse nach Maige orthotrop werden, während (wie zu erwarten) in schwachem Lichte die blütentragenden Seitensprosse der orthotropen Inflorescenz die Blütenbildung einstellen und plagiotrop werden, eine Umwandlung, die bei der Hauptachse nie gelang. Stachys palustris dagegen hat Ausläufer, die in den Boden eindringen, also geophil sind.

---

[1]) Für die terminale Inflorescenz ist dies bis jetzt nicht beobachtet. Moquin-Tandon, der als Autor dafür angeführt wird, giebt (Tératologie végétale, p. 205) nur eine Verlaubung der Brakteen an, was noch nicht mit plagiotropem Wuchs verbunden zu sein braucht.

[2]) Wie schon A. de St. Hilaire beschrieb (Leçons de botanique, p. 104 u. 106); er glaubte aber, daß die Sprosse „entrainés par leur poids" sich zur Erde senken.

[3]) Die „Ausläufer" anderer Pflanzen zeigen auch am Lichte Niederblattbildung. So bei der Erdbeere, Saxifraga sarmentosa u. a. Es dürfte die Hemmung der Blattentwicklung hier wie bei den Sprossen mancher Kletterpflanzen in Beziehung zu der raschen und ausgiebigen Streckung der Sproßachsen stehen. Experimentelle Untersuchungen darüber liegen nicht vor.

Aus dem Gesagten geht noch nicht hervor, welche Faktoren den plagiotropen Wuchs bedingen. Eine ausführlichere Erörterung dieser Frage gehört in die Experimentalphysiologie, hier sei nur folgendes bemerkt: FRANK u. A. betrachteten früher die plagiotropen Sprosse der oben erwähnten Art als negativ geotropisch und negativ heliotropisch, weil viele (nicht alle derselben) im Dunkeln sich aufrichten. Diese Aufrichtung betrachte ich als eine Anpassung, welche die plagiotropen Sprosse vor dem Überwuchertwerden durch andere Pflanzen, Bedeckung mit Laub u. s. w. schützt; bei Glechoma fand übrigens OLTMANNS[1]), daß die Sprosse nur im Frühling bei Verdunkelung orthotrop werden, später im Sommer wachsen auch im Finstern die Ausläufer unter erheblicher Verlängerung horizontal weiter. Negativer Heliotropismus ist bei der Richtung dieser plagiotropen Sprosse nicht im Spiel, sondern eine „Umstimmung" des Geotropismus durch die Einwirkung des Lichtes[2]). Die Lichtwirkung ist hier offenbar eine ziemlich verwickelte, wir haben meiner Ansicht nach zweierlei zu unterscheiden: Die Beeinflussung der Richtung der Sprosse und die ihres Reifeprozesses. Fassen wir zunächst den letzteren ins Auge. Es handelt sich darum, daß die Sprosse verschiedene Entwicklungsstadien durchlaufen, auf denen sie der Einwirkung richtender Kräfte gegenüber verschieden reagieren. Die äußeren Betriebskräfte, welche für diese Entwicklung notwendig sind, sind aber zum Teil dieselben, die richtend wirken; das Endstadium schließt mit Blütenbildung ab, der Sproß hat damit seine „Reife" erreicht. Jeder Sproß von Glechoma beginnt als plagiotroper Laubsproß und reift dann zum orthotropen Sproß heran. Dies geschieht unter der Einwirkung des Lichtes, dieser Reifeprozeß geht im allgemeinen um so rascher vor sich, je höher (natürlich innerhalb gewisser Grenzen) die Lichtintensität ist. Das orthotropwerden ist also indirekt eine Folge der Lichtwirkung, welche eine Änderung der inneren Eigenschaften des Sprosses bedingt. Diese hat dann zur Folge, daß die Sprosse, was ihre Richtung betrifft, auf die Einwirkung des Lichtes in verschiedenen Entwicklungsstadien verschieden reagieren. Im ersten (unreifen) veranlaßt das Licht eine Umstimmung des positiven zu Transversalgeotropismus (dies Wort im allgemeinsten Sinne gebraucht), je stärker c. p. das Licht, desto ausgesprochener der plagiotrope Wuchs. Die Lichtwirkung kann sich im Sommer allmählich summieren, der Sproß kann, wie wir bei Glechoma sahen, so „induciert" werden, daß er auch bei Verdunkelung nicht mehr orthotrop wird. Wenn wir diese Gesichtspunkte auseinanderhalten, so ist das Verhalten der plagiotropen Sprosse, wie mir scheint, dem Verständnis näher gerückt. Der Reifeprozeß braucht den Abschluß des Sproßwachstums noch nicht herbeizuführen. Wir sahen früher, daß man bei Campanula rotundifolia ihn unterbrechen und die Jugendform wieder eintreten lassen kann. So ist es auch bei manchen der oben beschriebenen Labiaten und bezeichnen wir die Eigenschaften des plagiotropen Glechomasprosses mit x, so wird er orthotrop, wenn sich unter dem Einfluß des Lichtes y gebildet hat. Der Sproß $x+y$ ist orthotrop, y aber ist nicht immer in größeren Mengen vorhanden, wenn nur wenig davon da und x nicht verbraucht ist, wächst der Sproß als x, d. h. plagiotrop weiter, der plagiotrope Wuchs aber ermöglicht ihm, wie wir hervorhoben, auch an Standorten mit weniger inten-

---

[1]) OLTMANNS, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, 1897, p. 23.

[2]) Vgl. CZAPEK, Über Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer dorsiventraler Pflanzenteile. Sitz.-Ber. der K. K. Ak. der Wissensch. in Wien, math. naturw. Kl., 104. Bd., Novbr. 1895.

sivem Lichte die bessere Ausnützung des letzteren und zugleich vegetative Verbreitung.

B. Als geophile Sprosse können wir mit ARESCHOUG[1]) solche bezeichnen, die ihre Erneuerungsknospen unter der Erdoberfläche anlegen. Sie kommen namentlich in Gebieten mit periodisch (sei es durch Kälte oder Trockenheit) unterbrochener Vegetation vor und sind durch mancherlei Übergangsformen mit den „photophilen"[2]) Pflanzen verbunden. Es sind zu unterscheiden dauernd und periodisch geophile Sprosse. Zu ersteren gehören z. B. die Rhizome von Paris, die monopodial im Boden unbegrenzt weiter wachsen und Seitensprosse an das Licht emporsenden, unter letzteren verstehen wir solche, die in den verschiedenen Perioden ihrer Existenz zunächst geophil und dann photophil sind oder umgekehrt. So ist es z. B. bei sympodial wachsenden Rhizomen, wie dem als Beispiel oft behandelten von Polygonatum. (Fig. 430.) Hier sind die Sprosse geophil, sie bleiben im Boden und bringen nur Niederblätter hervor, im nächsten Jahre werden sie photophil, treten über die Erde und bilden assimilierende Laubblätter, sowie Blüten aus. Die Mittel, welche die Pflanze

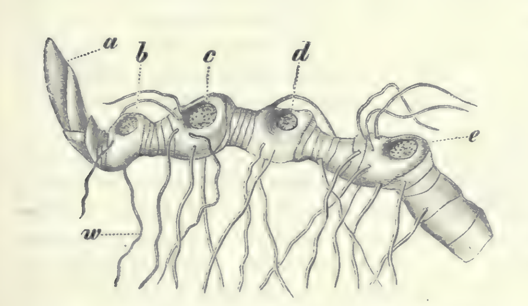


Fig. 430. Rhizom von Polygonatum multiflorum, *a* Knospe für den nächstjährigen oberirdischen Trieb, *b* Narbe des diesjährigen, *c* und *d* Narben des vorjährigen und vorvorjährigen Triebes, *w* Wurzeln. Auf $^3/_4$ verkleinert. (Lehrb.)

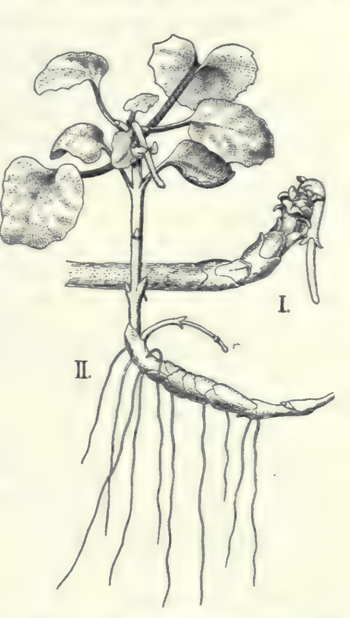


Fig. 431. Circaea intermedia. Getriebene Pflanzen, deren Sproßscheitel geophil wird.

anwendet, um ihre Sprosse in die Erde oder über dieselbe zu bringen, werden offenbar zunächst durch die wechselnde geotropische Reizbarkeit geboten. Diese aber ist ihrerseits höchst wahrscheinlich durch Stoffwechselvorgänge bedingt. Ein von mir früher schon erwähntes[3]) Bei-

[1]) ARESCHOUG, Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen (Sonderabdr. aus Acta reg. Soc. Phys. Lund, T. VI), Lund 1896.

[2]) Diese Benennung scheint mir passender als die von ARESCHOUG gewählte „aërophil". Denn diese paßt auf die Sprosse der Wasserpflanzen z. B. nicht, und wesentlich ist, daß die einen Sprosse zeitweilig oder immer dem Leben im Dunkeln, die anderen dem im Licht angepaßt sind, auch für die geophilen Sprosse wäre der Name „skotophile" (Dunkelheit liebende) wohl eigentlich vorzuziehen, zumal, wie oben (p. 199) hervorgehoben wurde, Dunkelheit auf die Bildung der („geophilen") Kartoffelknollen (und ebenso offenbar auch mancher Ausläufer etc.) begünstigend einwirkt.

[3]) Flora, 82. Bd., 1896, p. 11. (Die als „alpina" erwähnte Circaea war C. intermedia.)

spiel bietet Circaea intermedia. Die Lichtsprosse dieser Pflanze sind negativ geotropisch und schließen mit einer Inflorescenz ab. Am unterirdischen Teil der Pflanze entwickeln sich Ausläufer, die später an der Spitze anschwellen und im nächsten Jahre sich zu photophilen orthotropen Sprossen gestalten. Wenn man nun diese Überwinterungssprosse im Winter zur Weiterentwicklung anregt (durch Kultur in höher temperierten Räumen), so treten sehr eigentümliche Erscheinungen ein. Die Spitze des Sprosses, die eigentlich zur Inflorescenz werden sollte, gestaltet sich zu einem wieder in den Boden eindringenden Ausläufer. Dies kann geschehen, nachdem der Sproß schon eine Höhe von mehreren Centimetern erreicht und eine Anzahl wohl entwickelter Blätter gebildet hat (Fig. 431 *II*), aber es kann auch das Hervortreten über den Boden ganz unterbleiben und der Sproß, statt zu einem photophilen Laub- und Blütensproß zu werden, sogleich als Ausläufer weiter wachsen (Fig. 431 *I*). Es hängt dies im allgemeinen von dem Zeitpunkt ab, in welchem das „Antreiben" der Pflanze erfolgt, je später es geschieht, desto länger dauert es, bis die Ausläuferbildung eintritt, man glaubt, vollständig normale Pflanzen vor sich zu haben, die sich zur Blütenbildung anschicken werden, bis sich zeigt, daß sie ihre Spitzen nach unten biegen und sich zur Ausläuferbildung (die sich durch die Richtungsänderung kund giebt, sowie durch länger gestreckte Internodien u. s. w.) anschicken. So lange die Ausläufer noch oberirdisch sind, bringen sie auch noch Laubblätter hervor, die nur kleiner sind, als die übrigen, wenn sie in den Boden eingedrungen sind, erfolgt Niederblattbildung (vgl. p. 220), auch in den Achseln der Laubblätter bilden sich Ausläufer, die sonst nur an den Keimpflanzen auftreten. Diese Thatsachen lassen, wie mir scheint, zunächst kaum eine andere Auffassung zu, als die: im ruhenden (geophilen) Sproß spielen sich Stoffwechselvorgänge ab, die ihn veranlassen, beim Austreiben negativ geotropisch zu werden. Diese Vorgänge erfordern u. a. niedere Temperatur.

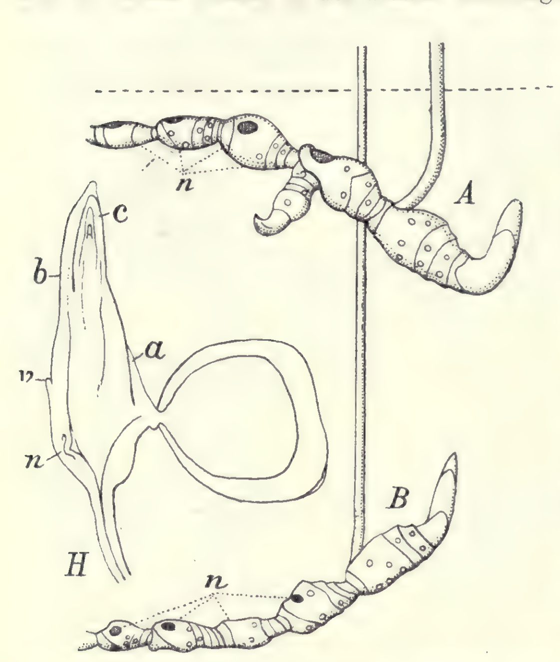


Fig. 432. Polygonatum multiflorum (*A* und *B* nach RIMBACH, *C* (Buchstaben irrtümlich weggeblieben) nach IRMISCH. *A* Künstlich höher als die „normale Tiefenanlage eingepflanztes Rhizom: Die Fortsetzungssprosse des Rhizoms sind nach unten gewachsen. *B* Zu tief eingepflanztes Rhizom; die Fortsetzung des Rhizoms ist nach oben gewachsen. *C* Keimpflanze (vergr.), rechts der Samen, in welchem das zum Haustorium angeschwollene Ende des Kotyledon steckt. *H* Hauptwurzel, *e* Nebenwurzel (an der Sproßachse entstanden) *a*, *b*, *c* Niederblätter der Keimpflanze.

Erhöht man dieselbe vorzeitig, d. h. ehe die — uns nicht näher bekannten — stofflichen Veränderungen fertig sind, so kann der Ausläufer zwar zunächst photophil werden, aber der noch nicht verarbeitete Rest geophiler Substanz (wenn dieser Ausdruck der Kürze wegen gestattet ist) nötigt ihn, nach einiger Zeit wieder der Erde zuzuwachsen. Es tritt so eine Umkehrung der bei Pflanzen mit geophilen Sprossen sonst geltenden Anordnung ein, daß die geophilen Sprosse an der Basis der photophilen entstehen, eine Anordnung, deren Zweckmäßigkeit ja ohne weiteres einleuchtet. (Vgl. auch p. 184 und 199.) Die Umwandlung sonst photophiler oberirdischer Sproßanlagen in geophile kann übrigens, wie für einige Fälle nachgewiesen ist, auch durch frühzeitige Entfernung der geophilen Sproßanlagen veranlaßt werden [1]), wie andererseits eine Entfernung des photophilen Hauptsprosses [2]) hier (wie in zahlreichen anderen Fällen) die geophil angelegten Sprosse veranlaßt, schon im Jahre ihrer Anlegung zu photophilen Laubsprossen auszuwachsen.

Eine Wechselbeziehung zwischen den geophilen und photophilen Sprossen resp. Sproßteilen ist es offenbar auch, welche die Regulierung der Tiefe, in welcher die geophilen Sprosse wachsen, bedingt [3]). Manche Pflanzen haben allerdings keine bestimmte Tiefenlage, weil ihre geophilen Teile kein Bewegungsvermögen besitzen, so z. B. die Knollen von Corydalis cava. Den meisten aber ist es möglich, eine höhere oder tiefere Lage im Erdboden einzunehmen, sei es durch Thätigkeit von Zugwurzeln oder durch Änderung der geotropischen Empfindlichkeit. Verfolgen wir z. B. die Entwicklung des oben erwähnten Polygonatum multiflorum. Der aus der Keimpflanze hervorgegangene Sproß (mit kurzer fleischiger Sproßachse) ist zunächst aufrecht (Fig. 432, links), er hat die Aufgabe, das — meist erst im zweiten Jahre erscheinende — Laubblatt (welches auf die Niederblätter folgt) an das Licht zu bringen. Dadurch wird die weitere Entwicklung (vermöge seiner Assimilationsarbeit) ermöglicht. Später dringt der (zunächst monopodial wachsende) Sproß in den Boden ein [4]) und wächst in diesem (transversal-geotropisch) horizontal weiter, ist er erstarkt, so wendet er sich nach oben, bildet Laubblätter [5]) und wird photophil, während ein geophiler Seitensproß das Rhizom fortsetzt, ändert man dessen Tiefenlage nach oben (Fig. 432 *A*), so wächst der Fortsetzungssproß nach unten (Fig. 433), umgekehrt nach oben. Ganz ähnliche Verhältnisse ergeben sich, wie die Untersuchungen von A. Braun, Irmisch, Warming u. A. zeigen, für andere Knollen und Rhizompflanzen, auf eine eingehende Schilderung der dabei stattfindenden

[1]) Außerordentlich leicht ist dies bei Wasserkulturen von Circaea nachzuweisen.

[2]) Botan. Zeitung 1880. — Es sei hier bemerkt, daß bei Circaea eine Verfinsterung des orthotropen Hauptsprosses genügt, um die dem Gipfel nächsten, sonst plagiotropen Sprosse orthotrop zu machen.

[3]) Vgl. Royer, Flore de la Côte d'or, p. XX; Rimbach, Das Tiefenwachstum der Rhizome (Fünfstück, Beitr. zur wissensch. Botanik III, p. 178). Die von P. E. Müller angenommene Bedeutung der Regenwürmer, welche durch „Übererdung“ die Versenkung der Rhizome in den Boden bedingen sollen, kommt meiner Ansicht nach nur insofern in Betracht, als dadurch vielfach den Pflanzen rascher als durch ihre eigene Thätigkeit eine bestimmte Bodentiefe geboten wird.

[4]) Es wäre zu untersuchen, ob der Keimsproß nicht zunächst durch Verkürzung einer Zugwurzel in den Boden gelangt.

[5]) Es ist charakteristisch, daß die direkt am Rhizom entspringenden Laubblätter hier (wie bei Paris) gestielt, die an dem Lichtsproß befindlichen stiellos sind, ein weiteres Beispiel für ein Verhalten, auf das oben (p. 281) hingewiesen wurde.

Verhältnisse muß hier verzichtet werden, es genügt, auf die merkwürdige Thatsache hinzuweisen, daß die Tiefenlage geophiler Sprosse geregelt wird in der Weise, daß während der Erstarkungsperiode durch abwärts gerichtetes Wachstum eine bestimmte „Normaltiefe" aufgesucht wird, deren Beibehaltung bei Lagenveränderung (durch Höher- oder Tieferpflanzen) angestrebt wird, dabei sei auf das oben z. B. für Arum angeführte Verhalten der Zugwurzeln hingewiesen. Die Regulierung der Tiefenlage erfolgt offenbar durch Beeinflussung der Stoffwechselvorgänge, wie wir dies oben für Circaea als wahrscheinlich angenommen haben. Alle geophilen Sprosse müssen — soweit sie nicht Saprophyten und Parasiten sind — assimilierende Teile an das Licht senden, seien es einzelne Blätter oder beblätterte Sprosse. Zwischen diesen und den geophilen Sprossen (resp. Sproßteilen) besteht offenbar ein genau geregeltes Korrelationsverhältnis, das wir freilich nicht durchschauen. Wir nennen die Gleichgewichtslage zwischen beiden, die, welche in der Normaltiefe vorliegt. Wird die Lage vertieft, so muß — wie auch Rimbach hervorhebt — für die Bildung der photophilen Teile mehr Material aufgewendet werden, als sonst — diese Gleichgewichtsstörung spricht sich in einer Änderung der geotropischen Empfindlichkeit nach oben aus und umgekehrt. Man könnte das Bild weiter ausspinnen, indem man als Träger der positiven und negativen geotropischen Empfindlichkeit sich einzelne distinkte Teile denkt, die durch Stoffwechselthätigkeit sich vermehren oder vermindern, und so sich bald das Gleichgewicht halten, bald nach der einen oder anderen Seite hin den Ausschlag geben. Aber damit kommt man eben auch nicht weiter als zu einem unvollkommenen Bild einer weiterer Untersuchung bedürftigen Erscheinung.

Die unter der Erde angelegten photophilen Sprosse zeigen verschiedene Anpassungen, die ihnen den Durchtritt durch den Boden erleichtern [1]: es sind im wesentlichen dieselben, die sich auch bei Keimpflanzen vielfach finden. So z. B. konvexe Biegung der Achse (nach oben) oder der Blattstiele, was das Durchdringen durch den Boden und das Herausziehen der Blätter erleichtert, oder bei aufrechtem Sproß Schutz durch ein Niederblatt (wie bei der „Koleoptile" der Gräser, vgl. p. 603) u. a. Wo Blätter in aufrechter Stellung die Erde durchbohren, finden wir den bei der Bewegung vorausgehenden Teil für den Durchtritt durch die Erde besonders eingerichtet: so die Blattspitze bei manchen Monokotylen. Diese ist z. B. bei Gagea arvensis konisch und am Ende etwas hornig ausgebildet (während das übrige Blatt flach ist) — ein näheres Eingehen auf diese Erscheinungen verbietet der Raum.

---

[1]) Vgl. Areschoug a. a. O.

C. Der Sproß im Dienste der Fortpflanzung.

Schon bei Besprechung der Arbeitsteilung der Sprosse war kurz hinzuweisen darauf, daß manche Sprosse ihre charakteristische Ausbildung der Aufgabe verdanken, die sie bei der Erhaltung oder Verbreitung der Pflanze zu erfüllen haben. Es sei erinnert an die kurzen Angaben z. B. über Ausläufer und geophile Sprosse. Eine eingehende Darstellung dessen, was man die Lehre von der „Sproßfolge“ [1]) nennt, ist hier schon aus räumlichen Gründen nicht möglich. Auch die verschiedenen Einrichtungen, welche wir als die Bildung von „Brutknospen“ bezeichnen, müssen übergangen werden, zumal es sich dabei um verhältnismäßig einfache Fragen handelt.

Nur zwei Beispiele seien für den Zusammenhang zwischen Gestalt und Funktion hier angeführt, eines aus dem Gebiete der Pteridophyten, das andere aus dem der Samenpflanzen.

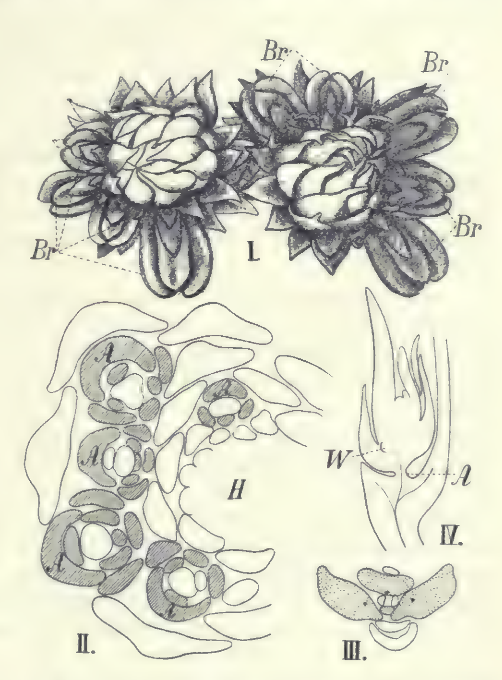


Fig. 433. Lycopodium Selago. *I* Oberansicht der Spitze zweier Gabelsprosse. *Br* Brutknospen (sie stehen nur auf der jeweiligen Außenseite), schwach vergr. *II* Teil eines Querschnitts durch einen Sproßgipfel, die Blätter der Brutknospe schraffiert. *III* Querschnitt durch eine Brutknospe, die Speicherblätter punktiert. *IV* Längsschnitt, *A* Abbruchstelle, *W* Wurzelanlage. (Die Bedeutung des Buchstabens *A* ist in *II* und *IV* verschieden.)

a) Lycopodium Selago und einige andere Arten dieser Gattung, z. B. L. lucidulum und L. reflexum, bilden kurze, abfallende Sprosse, Brutknospen, über welche sich eine ziemliche Litteratur angesammelt hat [2]). Es lösen sich kleine, beblätterte, schon mit einer Wurzelanlage versehene Sprößchen ab, aber nicht (wie dies sonst der Fall zu sein pflegt) an ihrer Ursprungsstelle aus dem Hauptsproß, es bleibt vielmehr der unterste Teil des Seitensprosses mit einigen Blättern stehen. Die Abbruchstelle (Fig. 433 *IV* bei *A*) ist vorgebildet, die Sproßachse ist hier dünner, so daß sie leicht abbricht. Es fragt sich zunächst, was die stehen bleibenden Blätter zu bedeuten haben. Die formale Morphologie hat sich damit begnügt, anzunehmen, das vordere derselben (in Fig. 433 *II* mit *A* bezeichnet) sei

[1]) Es sei hingewiesen auf die treffliche Behandlung, welche diese Verhältnisse (was europäische Pflanzen anbelangt) erfahren haben in dem Werke von RAUNKIAER, De danske blomsterplanters naturhistorie, 1. Bd. (Monokotylen), Kopenhagen 1895—1899, wo auch die Litteratur ausführlich berücksichtigt ist.

[2]) Vgl. die Anführung derselben bei HEGELMAIER, Zur Morphologie der Gattung Lycopodium, Bot. Zeit., 1872, p. 840. Das im Texte Angeführte nach eigenen Untersuchungen. (Zur Geschichte sei noch bemerkt, daß schon DILLENIUS (Historia muscorum, p. 436, tab. 56) die Brutknospen gut beschrieben hat, ebenso HEDWIG (Theoria generationis, p. 112), der sie aber für männliche Blüten hielt.

das „Deckblatt“, welches an seinem Achselsproß „hinaufgewachsen“ sei, eine Konstruktion, die um so weniger einleuchtet, als 1) die Lycopodinen eine axilläre Verzweigung überhaupt nicht besitzen, 2) dieses Blatt höher an der Achse des Seitensprosses inseriert ist, als die beiden seitlichen Blätter. Für uns kommt zunächst in Betracht, daß die untersten Blätter der Brutknospe deren Knospenschuppen darstellen. Wir sehen deutlich, daß das auf der Außenseite stehende Blatt am stärksten entwickelt ist, es krümmt sich nach innen konkav und bildet mit den anderen Blättern einen schützenden Abschluß der Knospe nach außen, die anderen Knospenschuppen wirken entsprechend mit. Durch die Streckung der Sproßachse unterhalb der Knospenschuppen wird die Brutknospe über die Laubblätter herausgehoben und kann so verbreitet werden. Und zwar wirken bei dieser Verbreitung die Knospenschuppen offenbar mit. Denn es erscheint wahrscheinlich, daß eine Wegschleuderung der Brutknospen hier vorkommt, bedingt durch den Druck, welchen die beiden ersten Blätter der Brutknospe auf die anliegenden Blätter ausüben; letztere werden dadurch eine gewisse Spannung erhalten[1]) und die Brutknospe bei der Ablösung eine Strecke weit fortschleudern können.

Es besitzen nämlich die ersten Blätter der Brutknospen eine eigenartige Gestalt. Zunächst sind sie mit Reservestoffen angefüllt und erleichtern so die rasche Weiterentwicklung bei der Keimung. Dann führen die beiden ersten seitlichen Blätter der Brutknospe eine Drehung aus, so daß sie ihre flache Seite nach oben kehren (Fig. 433 *III*) [während ursprünglich die Blattfläche vertikal gerichtet ist], ähnlich wie dies früher für Lyc. alpinum geschildert wurde (p. 90). Zugleich werden diese Blätter, wie der Verlauf ihres (wenig entwickelten) Mittelnerven erkennen läßt, asymmetrisch. Es hängt dies offenbar zusammen mit der fast horizontalen Stellung der Brutknospen, welche sehr abweicht von dem aufrechten Wuchse, welchen alle sonstigen Sprosse von Lycop. Selago haben. Die Drehung der Blätter befähigt sie zu besserer Ausnützung des Lichtes[2]), offenbar ist ein Teil der in den Brutknospen angehäuften Assimilate durch eigene Thätigkeit erzeugt. Es ist von Interesse, zu sehen, wie hier unter bestimmten Bedingungen eine Gestaltung auftritt, die bei einer anderen Art derselben Gattung an den plagiotropen Sprossen allgemein sich findet. Übrigens mögen die großen flachen Blätter für die Brutknospen auch noch als eine Art Fallschirm dienen und so deren Verbreitung befördern. Jedenfalls stellen die Brutknospen ausgiebige und in mehr als einer Beziehung trefflich ausgerüstete Vermehrungsorgane dar. Wir sahen, daß ihnen eigentümlich ist 1) die Bildung der Sproßachse (basaler Teil zum Hinausheben, Abbruchstelle weiter oben), 2) die Blattbildung: Knospenschuppen, welche stehen bleiben und als Spannfedern und Gleitbahn beim Abschleudern dienen; Speicherblätter, Drehung der beiden ersten Blätter. Was die Entstehung der Brutknospen anbelangt, so bilden sie sich nach Hegelmaier an der Stelle, wo sonst ein Blatt sich bilden würde. Eine morphologische Erörterung dieses Verhaltens kann hier unterbleiben, angeführt sei nur, daß leicht verständlich erscheint, daß die schmächtigen Brutknospen von Anfang an einen kleineren Raum des Sproßscheitels in Anspruch nehmen, als die kräftigen Gabelsprosse. Schließlich sei noch eines anderen Umstandes gedacht; die Brutknospen

---

[1]) Dafür spricht auch, daß die beiden rechts und links von der Brutknospe stehenden Knospenschuppen sich nach Ablösung der ersteren konkav einkrümmen. Uebrigens hat Herr F. Lloyd nach mündlicher Mitteilung die Abschleuderung beobachtet.

[2]) Vgl. auch das oben betreffs der Druckwirkung Bemerkte.

kommen nicht ringsum verteilt an den Sprossen vor, sondern stehen einseitig (vgl. auch Fig. 433 *I*). Soweit ich sehen kann, ist die Seite, auf der die Brutknospen stehen, auf den ganzen Stock bezogen, stets die Außenseite (vgl. Fig. 433 *I*). Bei zwei Gabelsprossen also, die Brutknospen tragen, stehen solche nicht (oder doch nur ausnahmsweise[1]) auf den einander zugekehrten Seiten der Sprosse. Es liegt hier, wie mir scheint, einer der zahlreichen Fälle von Förderung der Außenseite vor; auf ähnliche Fälle wurde im allgemeinen Teile hingewiesen. Schließlich ist noch zu erwähnen, daß die Bildung der Brutknospen offenbar unter anderen Bedingungen erfolgt, als die der Sporangien. Wir finden die ersteren hauptsächlich im oberen[2]) Teile der Jahrestriebe, die Blätter haben hier keine oder verkümmerte Sporangien in den Achseln, später bilden sich dann die sporangientragenden Blätter. Welches die Bedingungen für das Auftreten der beiderlei Organe sind, ist experimentell näher zu untersuchen. Anpassungen, wie sie soeben kurz geschildert wurden, ließen sich von zahlreichen Samenpflanzen anführen. Die Lycopodium-Brutknospen unterscheiden sich der Hauptsache nach nicht sehr von den „Brutzwiebeln“ mancher Allium- und Liliumarten u. s. w.; indes sei nur eines Beispieles noch Erwähnung gethan.

b) Remusatia vivipara. Diese Arcidee trägt, wie lange bekannt ist, ihren Speciesnamen mit Unrecht. Es liegt keine „Viviparie“ vor, d. h. Weiterentwicklung der Samen ohne Ruheperiode, sondern Brutknospenbildung. Charakteristisch ist für diese, daß die Brutknospen entstehen an Niederblattsprossen[3]), die sich orthotrop von den weithin kriechenden Ausläufern erheben. Die Brutknospen sind kleine, knöllchenförmige Sprosse, die sich leicht ablösen. Ihre äußeren Blätter (gleichfalls Niederblätter) haben hakenförmig eingekrümmte Blattspitzen, so daß die Brutknospen leicht durch Tiere verschleppt werden können. Mit diesen werden sie durch ihre Stellung an orthotropen Sprossen leichter in Berührung kommen, als wenn sie etwa an der Bodenoberfläche entspringen würden. Es scheint, daß die Vermehrung der Pflanze durch Brutknospen hier die durch Samen, wenigstens unter bestimmten Umständen, weit überwiegt[4]).

Die Beziehungen der Gestaltung der Brutknospen zu ihrer Funktion als Verbreitungsorgane treten in den besprochenen Fällen ohne weiteres hervor, die Bedingungen für ihre Bildung dagegen sind unbekannt. Ein weiteres Eingehen auf diese Sprosse kann also unterbleiben. Dagegen erfordert eine ausführlichere Darstellung die Bildung der Blüte.

Als „Blüte“ bezeichnen wir einen mit Sporophyllen[5]) (d. h. sporangientragenden Blättern) besetzten Sproß. Dieser besteht demgemäß, wie alle

---

[1]) Eine solche Ausnahme fand ich bei einem Sproß, dessen Zwilling (d. h. der zugehörige zweite Gabelsproß) frühzeitig verkümmert war. Er trug die Brutknospen radiär.

[2]) So nach der gewöhnlichen Auffassung. Mir scheint dieser Teil vielmehr der untere zu sein.

[3]) Diese sind, beiläufig bemerkt, anatomisch ausgezeichnet durch einen frühzeitig entwickelten Korkmantel.

[4]) WIGHT, Icones, III, 900 giebt an, die samentragende Form sei an Stellen, wo Brutknospenbildung reichlich vorhanden war „exceedingly rare“; wahrscheinlich erfolgt sie unter anderen Bedingungen, als die Blütenbildung. Bei Gewächshauspflanzen tritt die Brutknospenbildung regelmäßig ein.

[5]) Die Bezeichnung hat sich seit 1882 (vgl. Grundzüge der Systematik, p. 212) allgemein eingebürgert; der Ausdruck war ursprünglich von SCHLEIDEN vorgeschlagen, ohne seiner Zeit Anklang zu finden. Es soll im folgenden für die Mikro- resp. Makrosporangien der Sporophylle heterosporer Pflanzen die abgekürzte Bezeichnung Mikro- und Makrosporophylle angewandt werden.

Sprosse, aus zwei Teilen: einer Sproßachse, hier der Blütenachse, und aus Blattgebilden, von denen als wesentliche zu bezeichnen sind die Sporophylle (zuweilen nur in Einzahl vorhanden), als unwesentliche (weil sie auch fehlen können) die Blätter, welche die Blütenhülle bilden.

Die Blüten sind bei einer Anzahl von Pteridophyten und allen Samenpflanzen, mit Ausnahme der weiblichen Blüten von Cycas[1]), Sprosse begrenzten Wachstums. Damit hängt der Umstand zusammen, daß bei vielen die Blütenachse nur sehr wenig in die Erscheinung tritt. Namentlich bei den Angiospermen wird sie oft zur Bildung von einem oder mehreren Sporophyllen ganz aufgebraucht, eine Thatsache, deren Vernachlässigung zu mancherlei falschen Auffassungen geführt hat.

Aus der obigen Definition, welche sich auf die durch HOFMEISTER begründeten Resultate der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen stützt, ergiebt sich zugleich, daß die alte LINNÉ'sche Bezeichnung der „Kryptogamen" als blütenloser Pflanzen unhaltbar geworden ist. Denn auch bei den Pteridophyten müssen wir[2]) von Blüten dann sprechen, wenn der Teil des Sprosses, welcher die Sporophylle trägt, von dem vegetativen sich unterscheidet. Dies ist der Fall, wenn die Sporophylle nicht mit den Laubblättern gemischt auftreten, sondern auf bestimmte Regionen der Sproßachse beschränkt sind. Wie bei allen Einteilungen und Definitionen ist es dem subjektiven Ermessen überlassen, wie weit man die Grenze ziehen will. Es wird aber kaum ein Bedürfnis vorliegen, z. B. bei dem Farn Onoclea Struthiopteris, welcher die Sporophylle im regelmäßigen Wechsel mit Laubblättern trägt, den sporophylltragenden Sproßteil als eine Blüte zu bezeichnen. Wenn wir dies bei den weiblichen Blüten der Gattung Cycas thun, wo die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, so geschieht es nur, weil bei den anderen Cycadeen die Blüten sich scharf gegen die vegetativen Sprosse abgrenzen, also aus vergleichenden Gründen. Im übrigen finden wir bei den rudimentären (im Sinne von SACHS) Blüten der Pteridophyten alle Abstufungen von der gewöhnlichen Gestaltung vegetativer Sprosse (da auch die Sporophylle häufig hier mit den Laubblättern übereinstimmen) bis zu Blüten, die, wie z. B. die der Equiseten, auch äußerlich große und deshalb schon längst[3]) hervorgehobene Ähnlichkeit mit den (männlichen) Blüten mancher Gymnospermen haben.

Von den Blüten der Pteridophyten wird man auch auszugehen haben, wenn man versucht, sich für das Zustandekommen der Blüten der Samenpflanzen ein Bild zu konstruieren, eine Konstruktion, die aus naheliegenden Gründen nur mit Wahrscheinlichkeiten rechnen kann. Immerhin sei hier auf einige allgemeinere, dabei in Betracht kommende Gesichtspunkte hingewiesen.

1) Die Anordnung der Sporophylle an der Blütenachse weicht schon bei manchen Pteridophyten von der Anordnung der Laubblätter an der Sproßachse ab. Da beide offenbar ursprünglich übereinstimmten, so liegen zwei Möglichkeiten vor: die Anordnung der Sporophylle kann das ursprüngliche (das der Laubblätter also ein abgeleitetes) Verhalten sein oder umgekehrt; gewöhnlich ist man wohl geneigt, die zweite Möglichkeit in den Vordergrund zu stellen; es möge demgegenüber auf das unten über die Blüten von Selaginella Anzuführende verwiesen sein.

---

1) und des später zu beschreibenden Dacrydium (?) Colensoi, vgl. Fig. 471.

2) Wie schon in der „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte" (1883), p. 272 hervorgehoben wurde.

3) Vgl. z. B. MOHL, Vermischte Schriften, p. 96.

2) Von den heterosporen Pteridophyten kommen für den Vergleich mit den höheren Pflanzen namentlich die Lycopodinen und Isoëteen in Betracht, weil hier viel mehr als bei den heterosporen Farnen von Blüten gesprochen werden kann. Diese zeigen zunächst, a) daß die Mikrosporophylle und Makrosporophylle in den Blüten in verhältnismäßig großer („unbestimmter“) Zahl auftreten; b) schon hier aber sind — aus leicht ersichtlichen Gründen — die Mikrosporophylle (z. B. bei Selaginella) weniger zahlreich als die Makrosporophylle; c) eine Trennung zwischen männlichen und weiblichen Blüten hat sich bei den jetzt noch lebenden Pteridophyten nicht vollzogen, wir treffen nur bei Selaginellen gelegentliche Ansätze dafür; Zwitterblüten (wenigstens im morphologischen Sinne) sind also der primitivere Typus. Aber wenn z. B. versucht worden ist, die eingeschlechtigen Blüten der Gymnospermen durch Verkümmerung aus Zwitterblüten abzuleiten, weil Welwitschia in den männlichen Blüten die Rudimente weiblicher Organe zeigt und umgekehrt, so scheint mir dies eine sehr wenig begründete Spekulation, denn erstens stellen die Gymnospermen sicher keine einheitliche Gruppe dar, und zweitens kann schon bei ihren pteridophytenähnlichen Vorfahren die Trennung der Blüten in männliche und weibliche stattgefunden haben. Man kann also nicht von einer Form auf alle anderen schließen.

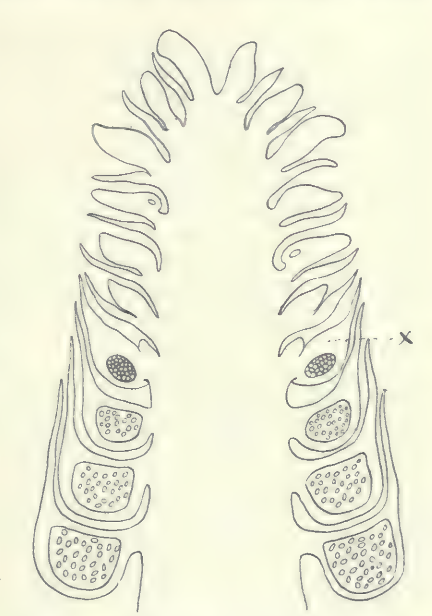


Fig. 434. Längsschnitt durch eine androgyne Blüte von Pinus maritima, *x* Mikrosporophyll mit rudimentärer Samenschuppe in der Achsel. Vergr.

Übrigens kommen zwitterige Gymnospermenblüten auch jetzt als „Variation“ gelegentlich vor. Ich fand solche zu Hunderten an einem Exemplare[1]) von Pinus (wahrscheinlich P. maritima). Die gegen die Zweigspitze zu stehenden männlichen Blüten waren an ihrer Spitze in weibliche übergegangen (vgl. Fig. 434), an der Uebergangsstelle fanden sich nicht selten Staubblätter, in deren Achsel eine rudimentäre Samenschuppe stand (*x* Fig. 434). Eine derartige Blüte würde für phylogenetische Spekulationen als Typus einer sehr einfach gebauten zwitterigen Phanerogamenblüte dienen können, aus der sich durch „Reduktion“, Verwachsung und Umbildung einzelner Teile so ziemlich alles ableiten läßt. Hier sei nur kurz darauf hingewiesen, daß die Trennung der Blüten in männliche und weibliche auch in einigen Fällen eine verschiedene Anordnung derselben an der Pflanze zur Folge gehabt hat: bei Pinus stehen die männlichen Blüten an Stelle der Kurztriebe, die weiblichen an Stelle der Langtriebe. Der Grund ist biologisch leicht verständlich. Die Kurztriebe sind, wie wir früher sahen, Hemmungsbildungen (mit den Langtrieben verglichen), sie werden schlechter

[1]) Bei Majori. In der Litteratur sind analoge Fälle öfters beschrieben worden.

ernährt, als die an der begünstigten Sproßspitze stehenden Langtriebe. Daß die weiblichen Blüten diese Stellung teilen, ist für ihre mit der Samenbildung verknüpfte lange andauernde Weiterentwicklung von Bedeutung, während die männlichen Blüten bald abfallen. Analoge Verhältnisse finden sich auch bei Juglans, Fagus, Quercus, Corylus u. a.; wir finden hier meiner Ansicht nach die verschiedene Stellung der männlichen und weiblichen Blüten im Sproßsystem dadurch verständlich, daß die weiblichen Blüten in der Sproßregion auftreten, welche auch sonst die geförderte, d. h. besser ernährte ist. Bei krautigen Pflanzen scheint eine solche Verschiedenheit nicht hervorzutreten, es fehlt hier ja auch die polare Differenzierung der Jahrestriebe. Es ist also auch verständlich, warum die oben kurz beschriebene Zwitterbildung bei Pinus in den oberen männlichen Blüten eintrat, und ebenso, daß bei Pteridophyten zu einem verschiedenen Ursprungsort von männlichen und weiblichen Blüten kein Grund vorhanden wäre.

Zunächst mag indes die Blüten- und Sporophyllbildung der Pteridophyten geschildert werden und nur noch hervorgehoben sein, daß die Übereinstimmung im Habitus der männlichen Blüten der Gymnospermen mit den Blüten der Selaginellen und Equiseten wesentlich auch darauf beruht, daß es sich hier wie dort um Sporenverbreitung durch den Wind handelt, während uns die Gestaltung der Sporophylle selbst namentlich bei Betrachtung des Knospenzustandes der Blüten verständlich werden wird. Zur Terminologie sei noch folgendes bemerkt. Die Stellen der Sporophylle, an denen die Sporangien entspringen, sind — namentlich wenn die letzteren in Mehrzahl auftreten — häufig abweichend von dem übrigen Sporophyll ausgebildet. Wir bezeichnen diese Stellen dann als Placenten, sie haben die Aufgabe, eine ausgiebigere Ernährung der Sporangien zu ermöglichen[1]); daher ist verständlich, daß einzelstehende Sporangien keinen Placenten aufsitzen. So z. B. bei den Farnen Ceratopteris, den Schizaeaceen, Osmundaceen etc. Der Ausdruck „Receptaculum“, der bei den Farnen vielfach für die Ursprungsstätte der Sporangien gebraucht wird, ist meiner Ansicht nach entbehrlich. Die Bezeichnung „Placenta“, die von den Samenpflanzen (und zwar von einer falschen Vergleichung der Samenanlagen mit dem tierischen Ei) herstammt, ist so eingebürgert, daß sie sich kaum wird verdrängen lassen. Wir gebrauchen sie nach der obigen Definition zunächst im biologischen, d. h. funktionellen Sinne und erreichen dadurch immerhin eine Vereinfachung der Nomenklatur.

§ 1. Sporophylle und Blüten der Pteridophyten.

A. Allgemeines über Sporophylle.

Wir haben oben vorausgesetzt, daß die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane der Archegoniaten und Samenpflanzen hervorgebracht werden von den als „Sporophyllen“ bezeichneten Blattorganen.

Inwiefern die Mikro- und Makrosporangien der Samenpflanzen ihren Ursprung stets aus einem Mikro- resp. Makrosporophyll nehmen, wird bei Besprechung der Blütenbildung zu erörtern sein. Bei den Pteridophyten ist der Ursprung der Sporangien aus Blattorganen fast überall

[1]) Namentlich auch dadurch, daß in ihnen die Stoffe zunächst aufgespeichert werden, welche dann bei der Sporangienentwicklung Verwendung finden.

ohne weiteres ersichtlich, sie stehen bei den Farnen meist auf der Unterseite oder dem Rande, bei den Lycopodinen auf der Oberseite der Sporophylle, bei Equisetum ringsum gleichmäßig verteilt.

Nur bei Selaginella entspringen die Sporangien unmittelbar oberhalb der Sporophyllanlage aus dem Sproßvegetationspunkt, und so ist es auch bei S. spinulosa, bei der einige Autoren blattbürtigen Ursprung der Sporangien angegeben hatten[1]). Man kann hypothetisch den blattbürtigen Ursprung der Sporangien hier dadurch retten, daß man entweder eine „Verschiebung“ konstruiert, oder im Zusammenhang mit der verhältnismäßig frühen Anlage der Sporangien annimmt, die Zellschichten, aus denen letztere entstehen (*5*, *6*, *7*, *8* Fig. 435), würden eigentlich in die Blattbildung mit hineinbezogen worden sein, wenn nicht die Sporangienbildung eingetreten wäre, eine Anschauung, die so lange eine bloße Vermutung bleiben wird, bis es gelingt, nachzuweisen, daß die Anlagen der sterilen Blätter von Selaginella thatsächlich sich allmählich nach oben hin ausdehnen. Die ganze Frage hat an Interesse verloren, seitdem man gelernt hat, daß der Entstehungsort eines Organs für seine „morphologische“ Bedeutung nicht maßgebend ist.

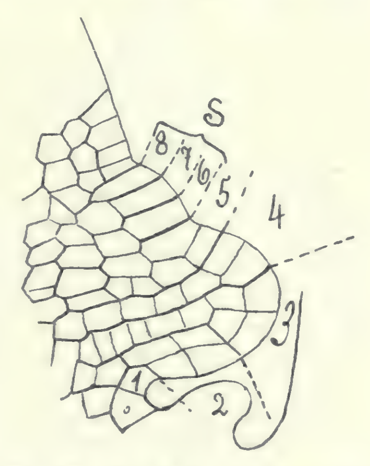


Fig. 435. Selaginella spinulosa (nach GLÜCK). Längsschnitt durch ein junges Sporophyll mit Sporangienanlage (*S*). 460 mal vergr.

Die Aufgabe der Sporophylle ist es, nicht nur die Sporangien hervorzubringen, sondern auch sie in ihrer Jugend zu schützen und bei Erreichung der Reife die Sporenaussaat (resp. bei Samenpflanzen die Bestäubung und Befruchtung) zu begünstigen.

Daß mit diesen Aufgaben auch die Gestalt der Sporophylle in Beziehung steht, ließ sich in vielen Fällen leicht nachweisen, und es steht damit offenbar auch die Thatsache im Zusammenhang, daß die Gestaltung der Sporophylle von derjenigen der Laubblätter oft weit abweicht. Die organographische Betrachtung der Sporophylle sieht also zwei Aufgaben vor sich: einmal eine rein morphologische, die Frage: in welcher genetischen Beziehung stehen die Sporophylle zu den Laubblättern?, und dann eine biologische: in welcher Beziehung steht die Gestalt zur Funktion? Wir könnten die dritte Frage hinzufügen: welches sind die wirkenden Ursachen für die Gestaltung namentlich da, wo die Sporophylle von den Laubblättern weit abweichen? Aber zur Beantwortung dieser letzten Frage fehlt es uns bis jetzt durchaus an den nötigen Grundlagen; die Beantwortung der beiden ersten aber ist möglich, wenngleich auch hier noch nicht überall die wünschenswerte Einsicht erzielt ist. Kaum zu Differenzen Veranlassung giebt die biologische Seite, von der man freilich meist nur die zum Schutze der Sporangien dienenden Einrichtungen berücksichtigt hat; dazu kommen, wie oben erwähnt, die zur

[1]) GOEBEL, Beitr. zur Entwicklungsgesch. der Sporangien, Bot. Zeitung 1880, p. 697. GLÜCK, Die Sporophyllmetamorphose, Flora, 80. Bd., p. 357.

Sporenverbreitung in Beziehung stehenden Gestaltungsverhältnisse. Beschränken wir uns zunächst auf die Pteridophyten, so bieten z. B. die Sporophylle auffallende Verschiedenheiten dar, je nachdem die Sporenverbreitung durch das Wasser oder die Luft erfolgt. Ersteres ist der Fall bei den, äußerlich den Früchten mancher Samenpflanzen ähnlichen Sporophyllen der Marsiliaceen. Diese verdanken ihre Gestalt dem Umstand, daß sie dem Überstehen einer Ruheperiode [1]) angepaßt sind, sie haben die Sporangien in das Innere des „Sporokarps“ versenkt und das Gewebe des letzteren so eingerichtet, daß die durch Quellung bestimmter Gewebe bewirkte Öffnung des Sporokarps nur bei Gegenwart von Wassermengen eintritt, welche auch für die Keimung der Sporen hinreichend sind. Die Sporophylle, welche ihre Sporen dem Winde anvertrauen, sehen wir dagegen durch ihre Stellung schon diesen Vorgang erleichtern: wir finden sie z. B. bei Aneimia, Onoclea Struthiopteris, Helminthostachys (Fig. 442) u. a. steil aufgerichtet und so über die vegetativen Teile emporgehoben, ein Vorgang, der sich auch bei den Sporophyllständen (Blüten) von Lycopodinen u. a. wiederholt. Auch die bei manchen Sporophyllen eintretende Verringerung des assimilierenden Blattgewebes (den Laubblättern gegenüber), welche bis zum Verschwinden gehen kann, wird die Sporenausstreuung erleichtern. Übrigens werden wir auch hier die bei den Archegonien (p. 423) hervorgehobene Beziehung wieder (mutatis mutandis) zu finden erwarten dürfen, daß die Gestaltung der Sporophylle um so weniger besondere Einrichtungen zur Sporenaussaat aufzuweisen braucht, je mehr Sporen gebildet werden, resp. je leichter diese in günstige Keimungsbedingungen gelangen. Während über diese Beziehungen keine prinzipiell verschiedenen Meinungen bestehen, ist es anders bezüglich der Deutung der morphologischen Frage, der nach dem Verhältnisse der Sporophylle zu den Laubblättern. Die engen Beziehungen beider sind einleuchtend. Wir sehen in vielen Fällen beide in ihrer Gestaltung ganz übereinstimmen (z. B. Aspidium filix mas und viele andere leptosporangiate Farne), in anderen allmähliche Übergänge von gewöhnlichen Laubblättern, die zugleich Sporophylle sind, bis zu solchen, die nur Sporophylle sind, Abstufungen, welche ebenso bei Hochblättern, Ranken, Knospenschuppen, Speicherblättern wiederkehren. Schon diese Analogie legte den Schluß nahe, daß die Sporophylle auch nichts anderes seien, als mehr oder minder umgebildete Laubblätter, wir sahen ferner, daß entwicklungsgeschichtlich die Sporophylle oft eine lange Strecke mit den Laubblättern übereinstimmen, und wir können außerdem experimentell die Sporophyllanlagen veranlassen, sich als Laubblätter zu entwickeln, wenn wir die Sporangienbildung stören, resp. unterdrücken. Dies geschah in den früher (p. 185) kurz erwähnten Fällen von Onoclea Struthiopteris [2]) und Selaginella. Die Sporophylle des genannten Farns sind von den Laubblättern im fertigen Zustand sehr verschieden, sie sind viel kleiner, steil aufgerichtet, ihre Gewebedifferenzierung und ihre äußere Gliederung sind zeitiger als beim Laubblatt stehen geblieben. Die Pflanze ist für Versuche besonders günstig, weil, wie oben bemerkt, die Sporophylle im regelmäßigen Wechsel mit Laubblättern hervorgebracht werden. Jedes Jahr entsteht am Anfang der Vegetationsperiode eine Anzahl von Laub-

[1]) Meist ist damit der Schutz gegen Austrocknung verbunden.

[2]) GOEBEL, Über künstliche Vergrünung der Farnsporophyllen, Ber. der D. bot. Gesellsch., 5. Bd., 1887. Die Versuche wurden später mit demselben Resultate von ATKINSON wiederholt (auch bei Onocl. sensibilis).

blättern, am Ende derselben (sobald die Pflanzen hinreichend erstarkt sind) eine Anzahl Sporophylle. Entfernt man nun an Pflanzen, deren Sporophylle noch nicht fertig sind, alle Laubblätter, so kann man die Sporophylle künstlich zur „Vergrünung" bringen, d. h. in diesem Falle, die Laubblattanlagen in ihrer Entwicklung zum Sporophyll stören und zur Weiterentwicklung als Laubblatt veranlassen; es treten dabei die verschiedensten Zwischenstufen zwischen Sporophyll und Laubblatt auf, eine solche ist in Fig. 436 abgebildet (vgl. die Figurenerklärung). Teleologisch könnte man sagen, die Pflanze giebt ihre Fortpflanzungsorgane preis, um ihren vegetativen Bestand zu sichern. Ein zweiter Fall, in welchem eine Korrelation zwischen der Sporangienbildung und davon der Laubblattform abweichenden Gestaltung der Sporophylle experimentell nachgewiesen ist, ist der von Selaginella [1]). Die Sporangien stehen hier in ährenähnlichen Sporangienständen. Schneidet man diese ab und benutzt sie als Stecklinge, so wachsen sie vegetativ weiter, was daran leicht zu erkennen ist, daß die Sporangienstände der meisten Selaginellen isophyll, die vegetativen Stadien anisophyll sind (vgl. den Abschnitt über die Selaginellablüten). Die Sporangien im oberen Teile dieser als Stecklinge benutzten Sporangienstände verkümmern, die Blätter gewinnen an den neu gebildeten Sproßteilen die gewöhnliche Laubblattform.

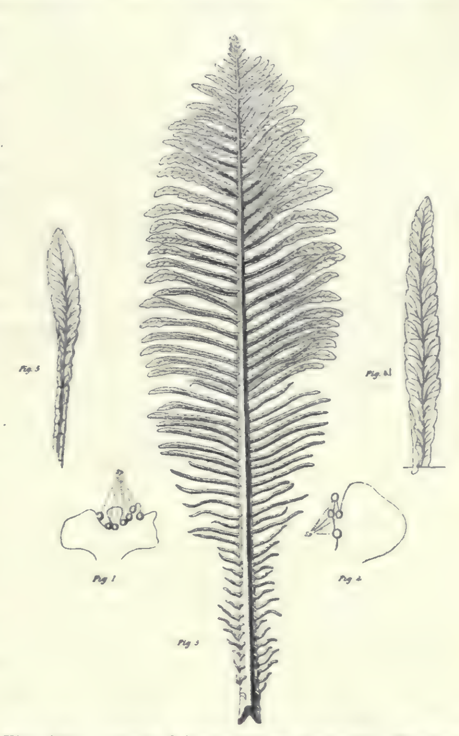


Fig. 436. 1 und 2 Botrychium Lunaria. Fiedern des normal sterilen Blattteiles, welche Sporangien (*Sp*) tragen. 3—5 Onoclea Struthiopteris, 3 Mittelbildung zwischen Laubblatt und Sporophyll experimentell erzeugt, 4 und 5 Fiedern, die in verschiedenem Grade steril geworden sind. Verkl.

Was hier unter den vom Experimentator künstlich herbeigeführten Bedingungen geschieht, erfolgt in der Natur sehr häufig spontan. Wir sehen, daß einerseits an den Sporophyllen eine teilweise „Vergrünung", d. h. vegetative Ausbildung eintreten kann, und daß andererseits Laubblattteile, die normal keine Sporangien tragen, gelegentlich solche hervorbringen können und dann ganz die Gestalt der Sporophylle annehmen. Als Beispiel mag Botrychium Lunaria angeführt werden. Hier entspringt das Sporophyll auf der Oberseite des sterilen Blattes. Es ist reich verzweigt, die Sporangien stehen am Rande, etwas der Oberseite genähert, am Ende eines Blattnerven. Wir finden bei Vergleichung einer größeren Anzahl von Exemplaren, daß die große Verschiedenheit von sterilem und

[1]) Vgl. GOEBEL, Bot. Zeit., 1880, p. 821 f.; BEHRENS in Flora, 84. Bd., p. 163. Daselbst auch weitere Litteratur.

fertilem Blattteil nicht konstant ist, obwohl sie in der großen Mehrzahl scharf hervortritt. Aber es finden sich Variationen nach verschiedenen Richtungen hin: der normal fertile Blattteil (das Sporophyll) kann ganz oder teilweise steril ausgebildet sein oder der sterile Blattteil ganz oder teilweise fertil. In beiden Fällen finden wir Mittelformen, wie die in Fig. 436, 1 u. 2 abgebildeten: wir sehen an ihnen deutlich, daß, je mehr Sporangien auftreten, desto mehr eine weitergehende Teilung des Blattes in einzelne Abschnitte eintritt und desto mehr die Blattzipfel sich strecken und verschmälern. Die Sporangien sind dabei normal, man kann von einer mit Funktionsstörung verbundenen Mißbildung, wie sie bei der Vergrünung von Samenanlagen auftritt, nicht sprechen.

Diese Thatsachen beweisen unzweifelhaft, daß zwischen der Bildung der Sporangien und der abweichenden Gestaltung der Sporophylle eine kausale Beziehung besteht, die wir als Korrelation bezeichnen. Und wenn wir diese dahin weiter auslegen, daß wir sagen, die Sporophylle entständen aus einer mehr oder minder frühzeitigen Umbildung von Laubblattanlagen, so ist dies auch begründet darin, daß bei allen bekannten Pteridophyten und Samenpflanzen im Verlaufe der Entwicklung zunächst Laubblätter, dann Sporophylle auftreten. Es ist damit keineswegs gesagt, daß dieser Vorgang auch phylogenetisch so aufzufassen sei[1]). Die Gründe, welche dafür geltend gemacht worden sind, daß die Sporophylle eigentlich das phylogenetisch Primäre darstellen, können aber erst mit der Besprechung der Sporangien zusammen Erwähnung finden.

Die oben erwähnte Auffassung, daß die Sporophylle umgebildete Laubblätter seien, setzt nun voraus, daß sie mit Laubblättern resp. Laubblattteilen ihrer Stellung und ihrem Ursprung nach übereinstimmen. Dies trifft in der Mehrzahl der Fälle, aber nicht überall zu. Das erstere Verhalten, als das bekannteste und verbreitetste, bedarf hier keiner Erläuterung, wohl aber das zweite, welches für die theoretische Auffassung der Sporophylle von besonderer Bedeutung ist.

Während bei den Lycopodinen, Equisetinen, den Marattiaceen, Polypodiaceen, Gleicheniaceen, den meisten Schizaeaceen, den Osmundaceen u. a. die Sporophylle in Stellung und Ursprung von den Laubblättern nicht verschieden sind, ist dies bei Schizaea, den Marsiliaceen und Ophioglosseen der Fall: die Sporophylle (resp. die fertilen Blattteile) lassen sich auf eine Umbildung steriler Blattteile nicht zurückführen, sie stellen dem sterilen Blatte gegenüber Neubildungen dar, die an den sterilen Blättern gar nicht vorhanden sind. Es seien dafür einige Beispiele angeführt.

1) Leptosporangiate Farne.

Schizaeaceen. Hier liegen die Verhältnisse insofern am einfachsten,

[1]) Manche Autoren halten die beiden Auffassungen, um die es sich bei solchen Fragen handelt, nicht gehörig auseinander. Die oben vertretene geht aus von den Verhältnissen, wie wir sie jetzt finden. Sie überläßt die phylogenetische Frage der Spekulation, ohne diese etwa als unberechtigt zu betrachten. Solange wir aber von den Dingen, die uns umgeben, noch so wenig wissen, wird es wohl ersprießlicher sein, erst ihren Lebensbedingungen mehr nachzugehen, ehe man die Schatten der Vergangenheit heraufbeschwört. Es steht gewiß der Annahme nichts im Wege, daß ursprünglich alle Blätter Sporophylle gewesen seien, und die Sporangienbildung in ein um so späteres Lebensalter verlegt wurde, je größere Dimensionen der Sporophyt erreichte. Wir haben ja früher gesehen, daß schon bei Keimpflanzen die Gestaltung durch „Anpassung" verändert sein kann. Wie aber bei einer plagiotropen Epheukeimpflanze die orthotropen Sprosse (obwohl sie phylogenetisch höchst wahrscheinlich die älteren sind) aus den plagiotropen hervorgehen, so gehen auch heutzutage eben die Sporophylle aus den Laubblättern hervor.

als die Sporophylle zwar als Neubildungen, aber in derselben Stellung wie sonst sterile Blattteile auftreten. Es sei zunächst Schizaea erwähnt. Ich untersuchte Schizaea rupestris, die ich in Australien sammelte. Das sterile Blatt ist hier langgestreckt, lineal von einem einzigen Nerven durchzogen. Es wächst mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. Irgendwelche Auszweigungen werden nicht angelegt. Das fertile Blatt (Fig. 437) trägt an seinem Ende eine Anzahl von Fiedern, welche je zwei Reihen von Sporangien [1]) hervorbringen, der Endteil des Blattes wird gleichfalls fertil. Die Entwicklungsgeschichte zeigte (Fig. 438), daß diese fertilen Blattteile als Aussprossungen des Randes unterhalb des fortwachsenden Scheitels auftreten (Fig. 438 S_1, S_2, S_3, S_4). Es bildet sich sehr bald in denselben eine zweischneidige Scheitelzelle, die Sporophyllfieder wächst ähnlich wie das ganze Blatt. Das sterile Blatt erhält man, wenn man sich in Fig. 437 den fertilen oberen Teil wegdenkt. Wenn hier also die fertilen Teile als **N e u b i l d u n g e n** erscheinen, so liegt hier doch nur ein besonders auffälliges Beispiel dafür vor, daß das Auf-



Fig. 437. Schizaea rupestris. Sporophyll in nat. Größe.

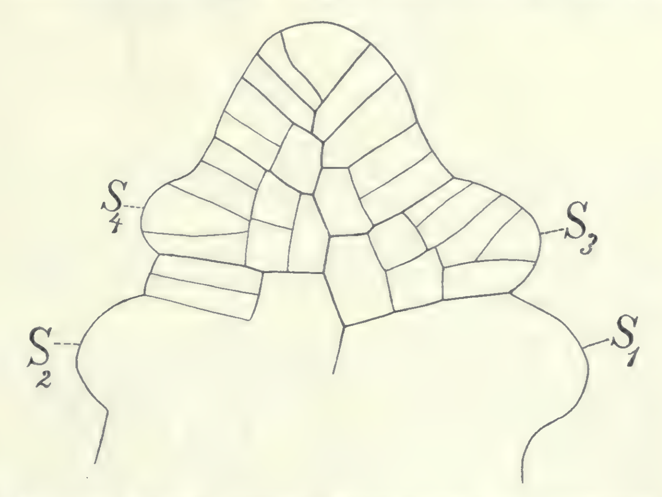


Fig. 438. Schizaea rupestris. Sporophyllspitze in Flächenansicht. S_1—S_4 Anlagen der fertilen Fiedern.

treten der Sporangien eine reichere Gliederung bedingt, als sie am sterilen Blatte vorhanden ist. Dafür sei von Polypodiaceen ein Beispiel angeführt. Fig. 439 zeigt bei *I* und *II* zwei Blattfiedern erster Ordnung von Asplenium dimorphum. Die sterile ist von der fertilen auffallend verschieden: die Fiedern zweiter Ordnung sind bei der ersteren breit, am Rande nur gekerbt, bei der letzteren fiederschnittig geteilt, mit schmalen Teilfiedern

[1]) Die Sporangien stehen hier an den Sporophyllfiedern **r a n d s t ä n d i g**. Dasselbe werden wir unten für die Sporangien der Marsiliaceen nachweisen können, obwohl die Verhältnisse hier scheinbar ganz anders liegen. In beiden Fällen ist beachtenswert, daß fertile Fiedern und Sporangien, was ihren Ursprungsort betrifft, übereinstimmen; beachtenswert ist diese Thatsache namentlich für die Hypothese, welche die vegetative Blattbildung aus steril gewordenen Sporangien ableitet.

dritter Ordnung[1]). Der von Schizaea beschriebene Fall bietet demgegenüber nichts wesentlich anderes. Ganz ähnlich verhalten sich auch von den anderen Schizaeaceen Aneimia und Lygodium. Bei Mohria ist zwischen Sporophyllen und Laubblättern kein wesentlicher Unterschied vorhanden. Daß die auffallende Gestalt und Richtung der Sporophylle von Aneimia die Sporenaussaat erleichtert, wurde oben hervorgehoben.

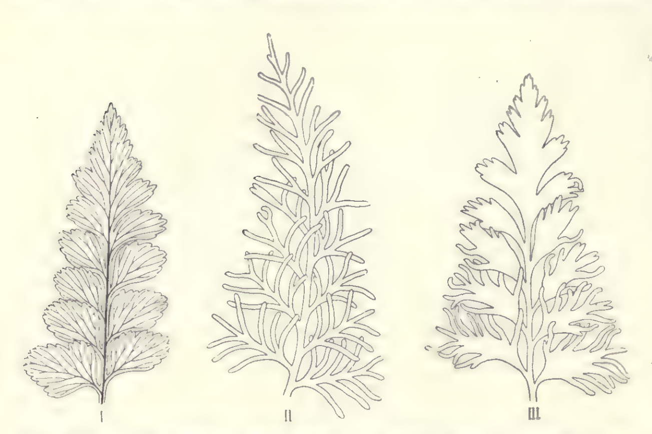


Fig. 439. Asplenium dimorphum. *I* Sterile, *II* fertile Blattfieder, *III* Uebergangsform, alle etwas verkleinert.

Bei den Marsiliaceen finden wir Verhältnisse, welche mit denen der Schizaeaceen im wesentlichen übereinstimmen. Daß die eigentümlich gestalteten „Sporokarpien" Auswüchse der sterilen Blätter darstellen, ist bei den Marsilia-Arten leicht wahrnehmbar, bei Pilularia wurde dem hier stets nur in Einzahl auftretenden Sporokarp früher teilweise eine andere Entstehung zugeschrieben; daß aber auch hier, wie ich schon früher angegeben hatte[2]), das Sporokarp aus einem Laubblatt entspringt, wurde durch eingehende spätere Untersuchungen (Campbell, Glück, Johnson) bestätigt. Besonders eigentümlich sind die Verhältnisse bei den Marsilia-Arten, deren Blätter eine größere Zahl von Sporokarpien tragen.

Dies ist der Fall bei Marsilia polycarpa[3]). Die Sporokarpien entstehen an dem zum Stiele werdenden Teile der Blattanlage in akropetaler Reihenfolge (Fig. 440). Die ersten werden angelegt, noch ehe an der Blattanlage die vegetativen Fiedern angelegt werden. Da hier also eine größere Zahl von Sporokarpien auftritt, so ist diese Art besonders geeignet, die Stellung derselben genauer zu untersuchen. Es zeigte sich, daß die fertilen Abschnitte dem Rande des sterilen Blattes entspringen. Sie entstehen aber nur an Einem Rande, in einer Reihe übereinander, wobei übrigens die Reihenanordnung (wahrscheinlich durch räumliche Verhältnisse bedingt) nicht immer strenge gewahrt wird. Die Fig. 440 *III* zeigt deutlich, daß die Sporokarpien dieselbe räumliche Stellung an der

---

[1]) Allerdings liegt dieser Fall Schizaea gegenüber insofern etwas anders, als bei Asplenium auch am sterilen Blatte die Spitze jedes Nerven eigentlich einem Blattvegetationspunkte entspricht (vgl. p. 510 f.), der sich bei den fertilen Blättern weiter entwickelt, während bei den einnervigen sterilen Blättern von Schizaea pusilla das Blatt auch „potentiell" ganz einfach ist. Immerhin ist das doch nur ein gradueller Unterschied. Es giebt übrigens auch Schizaeaarten mit (gabelig) verzweigten sterilen Blättern.

[2]) Goebel, Beitr. zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Sporangien, III. Über die „Frucht" von Pilularia, Bot. Ztg., 1882, No. 45.

[3]) Das untersuchte Material sammelte ich vor Jahren in Südamerika. Was den Speciesnamen betrifft, so betrachte ich M. polycarpa als eine „Sammelart", zumal A. Braun später selbst wieder zweifelhaft geworden ist, ob seinen M. subangulata von polycarpa wirklich zu trennen ist.

Blattanlage einnehmen, wie die sterilen Fiedern. Es tritt hier besonders deutlich hervor, daß das unterste Fiederpaar (in der Seitenansicht ist natürlich nur eine Fieder sichtbar) als randbürtige Aussprossung angelegt wird, ganz wie es früher für Adiantum Edgeworthi geschildert wurde[1]) (p. 513 Fig. 332). Verschieden ist die Zellenordnung: die Sporophylle wachsen lange mit einer zweischneidigen Scheitelzelle (wie die Spitze des sterilen Blattes), die sterilen Fiedern zeigen von Anfang an Randzellenwachstum mit am Scheitel divergierenden Antiklinen. Indes möchte ich auf diese Verschiedenheit kein großes Gewicht legen. Wir haben früher gesehen (p. 512), daß die Zellenanordnung am Blattscheitel der Farne zusammenhängt mit der Gestaltung, welche erreicht werden soll; wir werden uns deshalb nicht wundern, wenn die Sporokarpien, die sich

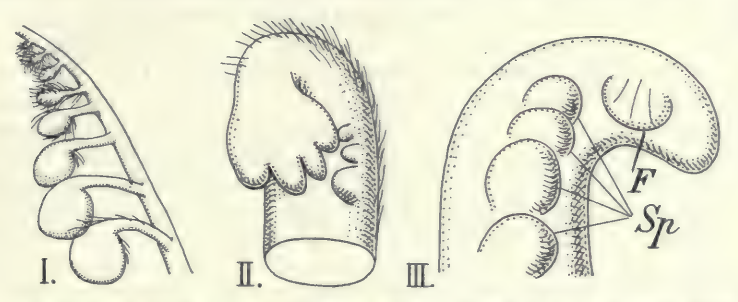


Fig. 440. Marsilia polycarpa. *I* Unterer Teil eines Sporophylls von der Seite (etwas vergr.), mit 8 Sporokarpien. *II* Junges Sporophyll von oben (vergr.). *III* Noch jüngeres Sporophyll von der Seite. *F* Anlage eines Fiederblättchens; *Sp* junge Sporokarpien.

zu langgestreckten Körpern entwickeln, eine andere Zellenanordnung zeigen, als die flachen Fiederblättchen. Fertile, mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsende Blattfiedern haben wir außerdem auch bei Schizaea rupestris kennen gelernt, die gleichfalls durch langgestreckte Gestalt und mangelnde Flächenentwicklung ausgezeichnet sind. Von der Verzweigung der Sporophylle von Schizaea abweichend ist aber die der fertilen Marsiliablätter insofern, als sie eine einseitige ist. Das Marsiliablatt steht an dem dorsiventralen Rhizom schief, der vordere Blattrand steht tiefer als der hintere. Der erstere ist es, aus dem die Sporokarpien entspringen, das Verhalten ist übrigens, da der Blattstiel auf seiner Oberseite rinnig vertieft ist, auch im fertigen Zustand noch nachweisbar[2]). Diese einseitige Stellung der fertilen Blattteile ist auffallend, dürfte indes mit dem dorsiventralen Charakter des ganzen Sprosses zusammenhängen. Auch die Seitenknospen stehen am vorderen Rande der Blätter, sie finden hier übrigens (ebenso wie die Sporokarpien) in dem Raume zwischen Sproßachse und Blattanlage auch zunächst eine besonders geschützte Stellung. Übrigens findet sich einseitige Fiederbildung auch sonst unter den Farnen, z. B. bei den Blättern von Pteris semipinnata. Man könnte die einseitige Entwicklung der fertilen Blattteile auch mit den früher beschriebenen Fällen (p. 105) „einseitiger“ Fiederung[3]) z. B. von

---

[1]) Die zwei letzten Fiedern entspringen, wenn der Scheitel der Blattanlage sich schon verbreitert hat, er gabelt sich bei schwächeren Blattanlagen.

[2]) Vgl. A. Braun, Neue Untersuchungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia, Monatsber. der Berliner Akademie vom August 1870, p. 694.

[3]) Vgl. auch die p. 75 aufgeführten Thatsachen, auch in Fig. 356 *IV* sind die Fieder-

Anthyllis tetraphylla und anderen Leguminosen vergleichen, allein wir sahen dort, daß es sich um eine dem dorsiventralen Bau der ganzen Pflanze in Beziehung stehende vegetative Anpassungserscheinung handelt. Eine solche kann — wenn man von phylogenetischen Spekulationen absieht — bei den Marsiliaceen wohl kaum angenommen werden. Immerhin aber ist es auffallend, daß eine ähnliche Erscheinung bei den gleichfalls dorsiventralen Marsiliaceen wiederkehrt. Für uns ist aber zunächst der Nachweis von Bedeutung, daß die fertilen Blattteile, auch wo sie dem sterilen Blatte gegenüber Neubildungen darstellen [1]), doch in Stellung und Ursprung mit den Blattfiedern übereinstimmen.

Nur bei den Ophioglosseen ist dies — wenigstens in der großen Mehrzahl der Fälle — anders. Hier entspringt das Sporophyll nicht am Rande, sondern auf der Oberseite aus dem sterilen Blattteil. Bei Ophiogl. palmatum kommt auch randständige Stellung vor, meist aber entspringen die Sporophylle auch hier aus der Oberseite des sterilen Blattes, dem Rande mehr oder minder genähert [2]). Die Entwicklungsgeschichte ist hier leider unbekannt, es wäre möglich, wenn auch nicht gerade sehr wahrscheinlich, daß die Sporophylle hier randständig angelegt und auf die Oberseite verschoben werden. Wie dem auch sei, wir können für die abweichende Stellung der Sporophylle auch bei den Ophioglosseen einige „Gründe" oder vielmehr Beziehungen angeben. Sie werden sehr früh angelegt und ihrer späteren Ausbildung entsprechend verhältnismäßig sehr derb. Das junge Blatt ist in Hüllen fest eingeschachtelt, es wird eine solche Anlage des Sporophylls weniger Raum einnehmen, als wenn rechts und links eines entstände. Außerdem wird durch seine mediane Stellung das Sporophyll vom sterilen Blatte umhüllt und geschützt (Fig. 441 *II*), was bei der langsamen Entwicklung, welche diese Blätter durchmachen, besonders ins Gewicht fallen muß. Auf die phylogenetischen Deutungen, welche man an die Ophioglosseen wegen der abweichenden Sporophyllstellung angeknüpft hat, kommen wir unten zurück. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, daß die normale Verzweigung der Laubblätter in einer Ebene mit der Herstellung einer dem Lichte dargebotenen Assimilationsfläche in Beziehung steht, und daß daher in biologischer Beziehung die abweichende Stellung eines nicht der Assimilation dienenden Blattabschnittes nicht auffallen kann. Thatsächlich sehen wir dieselbe Erscheinung häufig bei den Blattgebilden der Blüten höherer Pflanzen [3]), so bei der Bildung der „Nebenkronen" bei Narcissus, Sileneen u. a., bei der Vermehrung der Blumenblätter durch Spaltung in gefüllten Blüten: alles Erscheinungen, welche darin mit der Sporophyllstellung der Ophioglosseen übereinstimmen, daß es sich um nicht

---

blätter teilweise einseitig gefiedert, es handelt sich also um eine nicht gerade seltene Erscheinung.

[1]) Bei manchen Marsiliaarten sitzen mehrere Sporokarpien auf einem Stiel (so auch öfters bei M. quadrifolia). Meist liegt wohl eine Verzweigung der Sporokarpien vor, welche JOHNSON auch entwicklungsgeschichtlich bei einer Art beobachtet hat. Nicht ausgeschlossen ist, daß in anderen Fällen ein Emporheben auf gemeinsamer Basis stattfindet. (Vgl. JOHNSON, On the development of the leaf and sporocarp in Marsilia quadrifolia, Annals of botany, XII, p. 98 ff. — On the leaf and sporocarp of Marsilia, Botan. Gazette XXVI, 1898.)

[2]) BOWER, Studies in the morphology of spore-producing members (Phil. Trans. Roy. Society 1896).

[3]) Besonders sei hier auch auf die Stellung der Samenanlagen hingewiesen. Dieselbe ist z. B. bei den Ranucunlaceen ursprünglich eine randständige am Makrosporophyll. Wo dasselbe einen basalen Kessel hat, finden wir hier eine Samenanlage in Medianstellung entspringen, und diese bleibt bei Ranunculus u. a. vielfach allein übrig, ihre Stellung zum Fruchtblatt ist ähnlich wie die des Ophioglosseensporophylls zum sterilen Blattteil.

(oder doch nur in ganz untergeordneter Weise) assimilierende Blattteile handelt. Die Übereinstimmung der Sporophylle der Ophioglosseen mit Blattabschnitten spricht sich übrigens auch in ihrem deutlich ausgeprägten dorsiventralen Charakter aus, es sei namentlich auf die Darstellung des Sporophylls von Helminthostachys verwiesen.

Für die von der Jetztwelt ausgehende Betrachtung liegt also keine Nötigung vor, in den Sporophyllen etwas anderes zu sehen als Laubblätter, die früher oder später (zuweilen auch gar nicht) eine Umbildung erfahren haben. Im übrigen sind die Gestaltungsverhältnisse der Sporophylle und der Blüten der Pteridophyten so mannigfaltig und für die Betrachtung der Blüten der höheren Pflanzen so wichtig, daß es sich empfehlen wird, aus den größeren Gruppen eine Anzahl von Beispielen hervorzuheben; die Schutzeinrichtungen für die Sporangien sollen in einem besonderen Abschnitt besprochen werden.

B. Einzelbetrachtung.

1) Farne.

a) Eusporangiaten. Bei den Marattiaceen sind die Sporophylle gewöhnliche Laubblätter. — Bei den Ophioglosseen entspringen, wie oben erwähnt, die fertilen Blattteile, die von den sterilen sehr verschieden sind, an diesen; sie haben kein eigentliches Assimilationsgewebe, sind

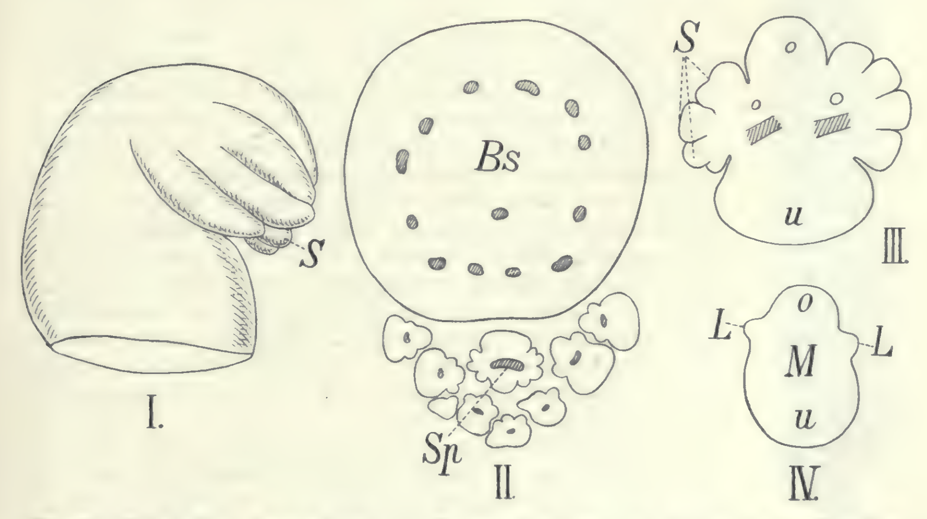


Fig. 441 Helminthostachys ceylanica. *I* Jüngeres Blatt von der Seite. Die sterilen Blattfiedern bedecken das Sporophyll, dessen Spitze jetzt noch hervorragt, später aber auch bedeckt wird. *II* Querschnitt durch ein Blatt, *Bs* Blattstiel, *Sp* Sporophyll, es ist umgeben von den Fiederblättchen des sterilen Blattteiles. *III* Querschnitt eines Sporophylls, *S* Sporangiophore. *IV* Querschnitt eines jüngeren Laubblattes, *L* Laminaranlage, *o* oben, *u* unten, *M* Anlage des Mittelnerven.

steil aufgerichtet und gestielt. Bei Ophioglossum ist dies Verhalten, wie es scheint, ein streng[1]) festgehaltenes, bei Botrychium findet

[1]) Denn nur sehr selten ist eine vegetative Ausbildung bei den Sporophyllen von Ophioglossum wahrzunehmen. Sehen wir ab von den für unsere Betrachtung gleichgiltigen Verzweigungen an der Spitze mancher Sporophylle, so ist mir nur eine Angabe Presl's bekannt („vidi specimen Ophioglossi vulgati, cujus spica marginem foliaceum utrinque duas lineas

man die oben (p. 657) erwähnten Mittelformen. Da die Gestaltung der Sporophylle von Ophioglossum und Botrychium in jedem Lehrbuch besprochen wird, braucht hier nicht näher darauf eingegangen zu werden, erinnert sei nur daran, daß die Sporangien in beiden Gattungen randständig sind. Besonders eigenartige und merkwürdige Gestaltungsverhältnisse finden sich am Sporophyll der dritten Ophioglosseengattung, bei Helminthostachys[1]). Hier weichen die Sporophylle am meisten unter allen Pteridophyten von der Gestaltung der Laubblätter ab, zugleich bietet die Ausbildung des Sporophylls auch interessante Vergleichspunkte mit Vorgängen, die bei der Staubblattbildung mancher Dikotylen vielfach angenommen werden. Wie bei den übrigen Ophioglosseen entspringt das Sporophyll als Auswuchs auf der Oberseite des Laubblattes, welches hier annähernd „handförmig" mehrfach zerteilt ist. Die Lappen des sterilen Blattteiles sind im Jugendzustand über das Sporophyll hergebogen (Fig. 441 *I*), so ist das letztere nach der einen Seite durch den sterilen, nach unten eingebogenen Blattteil, auf der anderen durch den mächtigen Blattstiel geschützt (Fig. 441 *II*), das ganze Blatt ist ursprünglich von einer Gewebewucherung der Sproßachse kappenförmig bedeckt.

Fig. 442. Helminthostachys ceylanica. Sporophyll. Vergr.

Das fertige Sporophyll ist, offenbar negativ geotropisch, aufgerichtet (Fig. 442). Es ist scheinbar radiär organisiert, indem seine Oberfläche dicht bedeckt erscheint von den Trägern der Sporangien, die mit BOWER als „Sporangiophore" bezeichnet seien. Diese Sporangiophore können einfach oder verzweigt sein, sie tragen selten ein, meist mehrere Sporangien, öfters in zwei Stockwerken übereinander und dann in radiärer Verteilung (Fig. 443). Der untere Teil des Sporangiophors ist meist stielartig verschmälert, der obere Teil verbreitert, (so daß das ganze Sporangiophor einem Equisetumsporophyll gleicht) und in Läppchen ausgewachsen. Dieser obere verbreiterte Teil bildet über die jungen Sporangien ein Dach und ist also als ein Schutzapparat für sie zu betrachten.

Untersucht man junge Sporophylle (Fig. 444), so zeigt sich, daß die radiäre Verteilung derselben nur eine scheinbare ist. In Wirklichkeit ist das Sporophyll bilateral, resp. dorsiventral gebaut, es bleibt oben und unten ein Streifen frei, den man auch im fertigen Zustande bei manchen Sporophyllen noch deutlich erkennen kann. Diese frei bleibenden Streifen entsprechen dem Mittelnerven des sterilen

latum evidentissime venosum habuit", (Supplementum tentaminis Pteridographiae in Abhandlungen der Königl. Böhmischen Gesellsch. der Wissensch. in Prag, 5. Folge, 4. Bd. 1847).

[1]) Vgl. PRANTL, Helminthostachys ceylanica, in Ber. d. D. bot. Gesellsch., 1. Bd., 1883, p. 155; BOWER, Studies in the morphology of spore producing members, II. Ophioglossaceae (Philos. Transactions of the Royal Society, 1896). Die im Texte gegebene Darstellung beruht auf Untersuchungen, die ich an in Ceylon und Java gesammeltem Materiale 1886 ausgeführt und neuerdings nachgeprüft habe.

Blattteiles. Untersuchen wir nämlich die Entwicklung des letzteren, so sehen wir, daß, ähnlich wie dies früher für die Blätter einiger leptosporangiaten Formen erwähnt wurde (p. 516, vgl. die Abbildung von Pteris serrulata Fig. 335), die Blattspreite verhältnismäßig spät angelegt wird (Fig. 441 *L*). Es eilt die Entwicklung des massigen Mittelnerven (*M*) der der Spreite voraus, diese sproßt aus einer embryonal bleibenden Zone rechts und links aus dem zum Mittelnerven werdenden Gewebe hervor[1]) (Fig. 441 *IV L*). Beim Sporophyll kommt es nicht zur Anlegung einer Blattspreite. Diese wird gewissermaßen von vornherein zerteilt in eine Anzahl kleiner Höcker (Fig. 441 *III Sp*), welche die Sporangiophore darstellen[2]). Merkwürdig ist nur, daß die „Teilung" der Spreite so außerordentlich früh erfolgt, und daß sie nicht wie sonst in der Ebene der (hier nicht entwickelten) Blattfläche vor sich geht, sondern nach Richtungen, die schief zu dieser verlaufen. Wenn ich von einer Teilung spreche, so ist dies zunächst nur bildlich gemeint, denn, wie ersichtlich, gelangt eine Blattfläche am Sporophyll gewöhnlich nicht mehr zur Ausgliederung, an ihrer Stelle treten die Sporangiophore auf. Wohl aber kann die Blattfläche am Sporophyll in „abnormen" Fällen auftreten. Solche beobachtete ich in Java 1885 (vgl. die damals gemachten, in Bower's Abhandlung, Taf. IX, Fig. 138 und 139 wiedergegebenen Skizzen). Das Sporophyll war hier an seinem Ende wiederholt geteilt (also eine Annäherung an das Verhalten des sterilen Blattteiles) und die einzelnen Teilstücke waren chlorophyllhaltig, abgeflacht, am Rande in Lappen zerteilt, welche die Sporangien trugen. Hier erschienen also die „Sporangiophore" als Laubblattabschnitte. Aus den oben angeführten allgemeinen Gründen kann ich auch in den Sporophyllen von Helminthostachys nichts anderes sehen als frühzeitig und in eigentümlicher Weise modifizierte Laubblattteile, deren Spreite ersetzt ist durch die an ihrer Stelle auftretenden Sporangiophore. Daß gerade am Ende der Sporophylle die „Vergrünung" am leichtesten vor sich geht, können wir aus der Entwicklungsgeschichte leicht verstehen. Wir sehen nämlich, wie Fig. 444 zeigt, daß die Bildung der Sporangiophore gegen das Ende der Sporophylls hin abnimmt. Dort entspringen sie teilweise in einfacher Reihe, d. h. die Teilung der

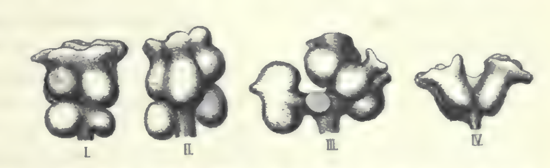


Fig. 443. Helminthostachys ceylanica. Sporangiophore. *III* und *IV* verzweigt. Vergr.

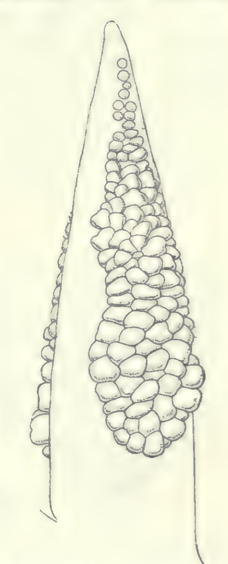


Fig. 444. Helminthostachys ceylanica. Junges Sporophyll, schief von der Seite gesehen (vergr.). Am Rande sind dicht gedrängt die Anlagen der Sporangiophore herausgesproßt.

[1]) Die Zellenanordnung ist dabei eine andere als die bei Pteris serrulata.

[2]) In manchen Fällen sitzen sie deutlich einer gemeinsamen Basis auf, die man wohl als die rudimentär bleibende Anlage der Lamina betrachten kann, in seltenen Fällen fand ich diese in Java als Saum entwickelt.

Sporophyllspreite ist eine weniger weitgehende, mehr der gewöhnlichen Norm sich nähernde — da, wo die Umbildung am wenigsten weit gegangen ist, wird auch die vegetative Ausbildung am leichtesten eintreten können. — Wir können also auch hier das Sporophyll auf eine besonders tiefgreifende Umbildung des vegetativen Blattes zurückführen und sehen zugleich, daß das Sporophyll von Helminthostachys in seiner dorsiventralen Ausbildung übereinstimmt mit demjenigen von Ophioglossum und Botrychium; die später zu erwähnende Hypothese, daß die Sporophylle aus einer vegetativen Weiterentwicklung der Sporangien hervorgegangen seien, würde annehmen, daß an einem Ophioglossumsporophyll die Sporangien durch sterile Gewebeplatten annähernd parallel der Blattfläche sich fächerten, daß diese Teilsporangien vegetativ wurden und zu Sporangiophoren auswuchsen. Wir begnügen uns hier mit dem Nachweis der Thatsache, daß auch die Helminthostachys-Sporophylle ihrer Anlage nach mit den Laubblättern übereinstimmen, so ungemein verschieden auch die beiden Blattformen, wenn man nur den fertigen Zustand betrachtet, zu sein scheinen.

b) Leptosporangiate Farne[1]).

α) Isospore.

Schon oben wurde kurz auf die hier besonders mannigfaltige Ausbildung der Sporophylle hingewiesen. Eine eingehende Betrachtung würde uns hier viel zu weit führen. Es seien deshalb nur folgende Punkte hervorgehoben.

In morphologischer Beziehung sehen wir die Sporophylle von den Laubblättern oft unterschieden durch andere Ausbildung des



Fig. 445. Drymoglossum subcordatum FÉE, Habitusbild (nach CHRIST). Die sterilen Blätter breit und kurz gestielt. Die Sporophylle aufrecht, langgestielt mit schmaler Spreite.



Fig. 446. Elaphoglossum spathulatum, Habitusbild, nat. Gr., nach CHRIST.

Stieles und der Spreite. Ersterer ist bei manchen Sporophyllen länger als der des Laubblattes und erleichtert so die Sporenaussaat. Bei der Spreite sehen wir zunächst, was ihre Gliederung betrifft, zwei Fälle. In dem einen Fall (es ist der häufigere) ist bei den Sporophyllen die

[1]) Vgl. GLÜCK, Die Sporophyllmetamorphose, Flora, 80. Bd., Jahrg. 1895.

Gliederung der Spreite gegenüber der der Laubblätter eine reduzierte[1]) (Onoclea Struthiopteris, Allosurus crispus (Fig. 447), Acrostichum peltatum), im anderen eine reichere. So in dem oben erwähnten und abgebildeten Beispiele von Asplenium dimorphum, ferner bei Osmunda regalis, Aneimia u. a. Auf die anatomische Verschiedenheit, die Reduktion des assimilierenden Blattgewebes u. s. w. bei den Sporophyllen etc. kann hier gleichfalls nur kurz hingewiesen werden.

Es ist mir nicht wahrscheinlich, jedenfalls derzeit nicht nachgewiesen, daß die Verschiedenheit in der Gestaltung der Sporophylle (den Laubblättern gegenüber) stets sich teleologisch wird ausdeuten lassen[2]), wahrscheinlich handelt es sich um eine durch die zur Sporangienbildung führenden stofflichen Vorgänge bedingte Beeinflussung der Blattgestaltung, die zu den Lebensbedingungen nicht stets in engerer Beziehung zu stehen braucht. Der Versuch, solche Beziehungen aufzufinden, wird aber dennoch berechtigt sein; er wird auszugehen haben von einer Berücksichtigung der Lebensverhältnisse. Ich möchte nur einen Fall hier kurz

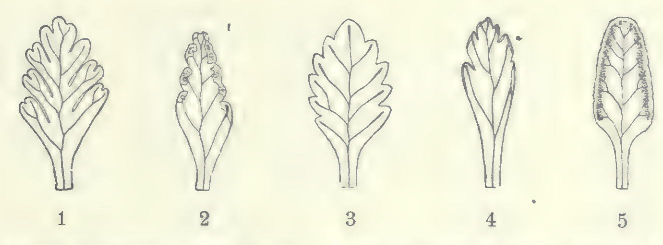


Fig. 447. Allosorus crispus (nach GLÜCK). 1 Ein steriles Fiederblättchen, 5 ein fertiles (der zurückgeschlagene Rand aufgerollt), 2, 3, 4 Mittelformen zwischen fertilen und sterilen Blättchen.

anführen. Acrostichum peltatum (Rhipidopteris p.) führt seinen Namen von der Gestalt der Sporophylle, die allerdings nicht schildförmig sind, aber durch ihre ungeteilte Spreite[3]) gegenüber der reich gegliederten, wiederholt gegabelten des sterilen Blattes sehr auffallen. Die ursprüngliche Übereinstimmung beider zeigt sich aber am Sporophyll oft durch Einkerbungen am Rande, die einer nicht zur Ausführung gelangten Teilung entsprechen. Wahrscheinlich stammt die Art ab von solchen mit weniger zerteilten Blättern [thatsächlich hat das nahe verwandte[4])

[1]) d. h. die Blattanlage ist auf einem bestimmten Gliederungsstadium stehen geblieben; für den Schutz der jugendlichen Sporangien sind derartige Sporophylle vielfach besser geeignet als die reich zerteilten.

[2]) Dabei ist übrigens stets im Auge zu behalten, daß die Gestaltung des Sporophylls nicht nur für die Sporenverbreitung u. s. w., sondern auch für den Schutz der Sporangien im Jugendzustand in Betracht kommt.

[3]) In den systematischen Werken, z. B. bei CHRIST, Die Farnkräuter, wird angenommen, die sporangientragende Seite des Blattes sei die Unterseite, was ja auch mit dem gewöhnlichen Verhalten und der Lage stimmen würde. Außerdem liegen hier die Spaltöffnungen, die bei den sterilen Blättern auf die Unterseite beschränkt sind. Die Knospenlage legt aber die Ansicht nahe, daß die Sporangien auf der Oberseite stehen. Wenigstens findet man die Randteile (besonders deutlich bei Übergangsformen zwischen sterilen und fertilen Blättern, bei denen die Spreite noch mehr geteilt ist) nach dieser Seite hin eingekrümmt, die Einkrümmung erfolgt aber bei den sterilen Blättern (wie auch sonst) nach der Oberseite. Es ist hier also noch manches rätselhaft!

[4]) Von einigen Autoren wird Acr. flabellatum mit A. peltatum vereinigt; es kommen bei ersterem auch sterile Blätter vor, die nur am Rande eingekerbt, sonst ungeteilt sind;

Acr. flabellatum solche], und die Sporophylle nähern sich mehr als die Laubblätter der primitiveren Blattgestaltung. Die Gestalt der Sporophylle hat aber höchst wahrscheinlich auch eine biologische Bedeutung. Der hellere, sporangienfreie Rand der Sporophylle ist zurückgeschlagen. Man überzeugt sich leicht, daß das Sporophyll Wassertropfen, die auf seine sporangientragende Seite gebracht werden, festhält. Nun wächst die Art zwar im feuchten Bergwald (ich sammelte sie vor Jahren auf der Cumbre de S. Hilario in Venezuela), aber die lederige Textur der sterilen Blätter, ihre scharf differenzierte Epidermis, welche Spaltöffnungen nur auf der Blattunterseite führt, zeigen, daß die Pflanze auf Überstehen zeitweiligen Wassermangels eingerichtet ist. Den Sporophyllen erlaubt ihre Gestalt, Wassertropfen zeitweilig festzuhalten und sie den jungen Sporangien direkt zuzuführen, welche bei anderen Farnen gegen Benetzung geschützt, hier dagegen offenbar unempfindlich sind.

β) Makro- und Mikrosporophylle der heterosporen Farne.

Bei den Marsiliaceen stehen Mikro- und Makrosporangien in einem und demselben Sorus zusammen, bei den Salviniaceen (und den heterosporen Lycopodinen) dagegen kann man von Mikro- und Makrosporophyllen resp. den Teilen von solchen reden. Denn bei den ersteren kommen Mikro- und Makrosporangien in getrennten Soris vor (die an Blättchen stehen, die an anderen Zipfeln auch Mikrosporangien tragen können); daß bei letzteren die beiderlei Sporangien auf besonderen Blättern stehen, ist ohnedies selbstverständlich, da sie in Einzahl auftreten. Eine Verschiedenheit in Bau und Gestalt der Makro- und Mikrosporophylle ist bei den Lycopodinen und Isoëten nicht bekannt. Wohl aber ist dies bei den Salviniaceen der Fall, und eine kurze Erörterung dieser Verschiedenheiten ist um so weniger zu umgehen, als bei den Samenpflanzen diese Verschiedenheit von Mikro- und Makrosporophyllen eine viel größere ist. Wenn wir annehmen, daß die Samenpflanzen von pteridophytenähnlichen Vorfahren abstammen, so bietet die Betrachtung der Sporophylle der Pteridophyten noch am meisten Aussicht für eine sachentsprechende Deutung der ersteren.

Bei Salvinia besteht die Verschiedenheit im wesentlichen nur darin, daß die Zahl der Mikrosporangien größer ist als die der Makrosporangien[1]), was selbstverständlich dieselbe Bedeutung hat, wie die größere Zahl der Mikrosporen gegenüber den Makrosporen. Bei Azolla sehen wir die Differenz beider Sori dahin gesteigert, daß in den Makrosoris nur Ein Makrosporangium auftritt. Die beiderlei Sori lassen sich aber auf einen Typus zurückführen: auf einen Sorus, welcher aus einer

---

auch ist dieser ganze Formenkomplex (mag man ihn nun als eine „Art" oder eine Gruppe einander nahestehender Arten betrachten) verwandt mit den Elaphoglossumarten, deren Blätter fast durchgehends ungeteilt sind. Daß die Träger der Fortpflanzungsorgane ursprünglichere Gestaltungsverhältnisse aufweisen als die (durch spätere „Anpassung" veränderten) Vegetationsorgane, kommt auch sonst vor. So z. B. bei Moosen (Schistostega u. a.), auch bei Cacteen (vgl. T. I).

[1]) Es ist derzeit kein Grund bekannt, welcher auch bei Salvinia die Annahme ursprünglich „zwitteriger" Sori nahelegte, doch spricht das Verhalten von Azolla für eine solche Vermutung. Es ist auch leicht ersichtlich, daß die Trennung der Mikro- und Makrosporangien die Fremdbefruchtung begünstigt. Übrigens fand HEINRICHER bei Salvinia natans einmal ein Sporokarp, das unter vorwiegenden Mikrosporangien auch fünf Makrosporangien enthielt. (HEINRICHER, Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der Salvinia natans, Sitzungs-Ber. der Wiener Akad., Bd. 85, 1882.)

(einem Blattzipfel entsprechenden) Placenta besteht, um welche ringsum Mikrosporangien verteilt sind, während die Spitze von einem Makrosporangium eingenommen wird. In den Mikrosoris verkümmert dies frühzeitig[1]), in den Makrosoris dagegen ist nur das Makrosporangium entwickelt, es finden sich aber in späteren Entwicklungsstadien (vgl. Fig. 448) Anlagen von Mikrosporangien, welche verkümmern. Da das Indusium als Ringwall erscheint, so gewinnt das ganze Gebilde, wie mehrfach hervorgehoben worden ist, eine äußere Ähnlichkeit mit der Samenanlage einer Samenpflanze. Wir sehen also eintreten: Reduktion der Zahl der Makrosporangien den Mikrosporangien gegenüber und wahrscheinlich auch eine Trennung der ursprünglich zwitterig ausgebildeten Sori in männliche und weibliche.

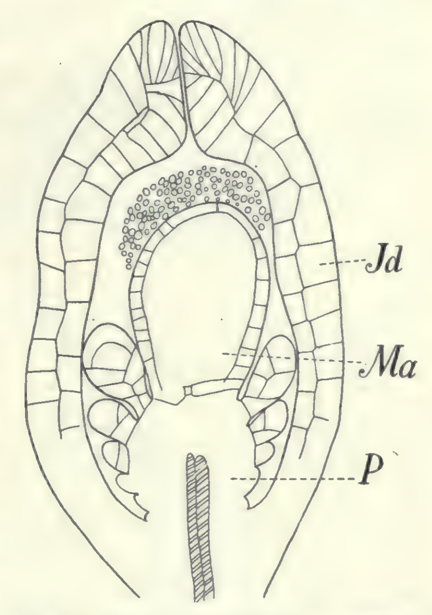


Fig. 448. Azolla filiculoïdes. Längsschnitt durch einen Makrosorus. *Id* Indusium, *Ma* Makrosporangium, *P* Placenta. Vergr. Oberhalb des Makrosporangiums sind Anabaena-Zellfäden sichtbar; unterhalb des Makrosporangiums Anlagen von Mikrosporangien, welche verkümmern.

Über die Sporophylle von Azolla konnte ich mir aus den Angaben von STRASBURGER[2]) und CAMPBELL[3]) kein deutliches Bild machen, und untersuchte deshalb die Verhältnisse bei Azolla filiculoïdes, welche vor etwa 12 Jahren im Marburger Garten reichlich fruchtete. Erinnern wir uns zunächst der Blattgestaltung dieser Gattung (vgl. p. 541, Fig. 355). Jedes Blatt teilt sich schon sehr früh in einen Unterlappen und einen Oberlappen (*O*, *U* Fig. 355 *II*), deren Stellung aus der angeführten Abbildung hervorgeht. Es fragt sich nun, wie diese Blattteile sich an den fertilen Blättern verhalten. Bekannt ist, daß die von den Indusien umschlossenen Sori hier zu zweien (gelegentlich fand ich drei an der Unterseite des Stämmchens) stehen, sie sind außerdem von einer einschichtigen, kapuzenähnlichen Hülle bedeckt. STRASBURGER stellte fest, daß die Sori umgebildete Blattlappen darstellen, und faßte die „Hülle" als Blattunterlappen auf, während CAMPBELL zu dem Resultat kam „. . . that the whole of the ventral lobe goes to form the sori and that the involucre is derived from the whole of the dorsal lobe". Meine Untersuchungen stimmen mit diesem Satze nur teilweise überein, insofern als sie zeigten, daß keiner der beiden Autoren ganz Recht hat. Mit CAMPBELL stimme ich darin überein, daß die Sori hervorgehen aus einer Teilung des Blattunterlappens, die sehr frühzeitig eintritt. Allein der Oberlappen wird keineswegs zur Bildung des Involucrums aufge-

[1]) Vgl. STRASBURGER, Histologische Beiträge, Heft 2, Jena 1889, p. 8. CAMPBELL (a. a. O.) fand dagegen in den Mikrosoris keine Anlage eines Makrosporangiums; meinen Erfahrungen bei Azolla filiculoïdes nach kommt beides vor.

[2]) STRASBURGER, Über Azolla, Jena 1873, p. 52.

[3]) On the development of Azolla filiculoïdes LAM., Annals of botany, Vol. VII, 1893.

braucht. Er ist wie sonst vorhanden, erhält auch einen Gefäßbündelast und eine von Anabaena bewohnte Grube. Es bildet sich an seiner Basis ein flügelartiger, einschichtiger Auswuchs, welcher die Sori teilweise bedeckt, dies ist der Ursprung des „Involucrums" (*F* Fig. 449 u. 450), und es erklärt sich hiermit auch ohne weiteres, daß dasselbe kein Leitbündel erhält; der zur Bildung der Sori aufgebrauchte Blattunterlappen erhält wie sonst sein Leitbündel; daß Strasburger das Involucrum dem Blattunterlappen zuschrieb, ist wohl darin begründet, daß es von dem Oberlappen durch eine ziemlich tiefe Einkerbung getrennt ist.

Wir sehen also folgende Umgestaltung des fertilen Blattes dem sterilen gegegenüber:

1) Der sonst ungeteilt bleibende Unterlappen teilt sich in zwei (seltener drei — bei A. nilotica sind nach Strasburger vier vorhanden —) Lappen, aus deren Spitze bei den Makrosoris das einzige

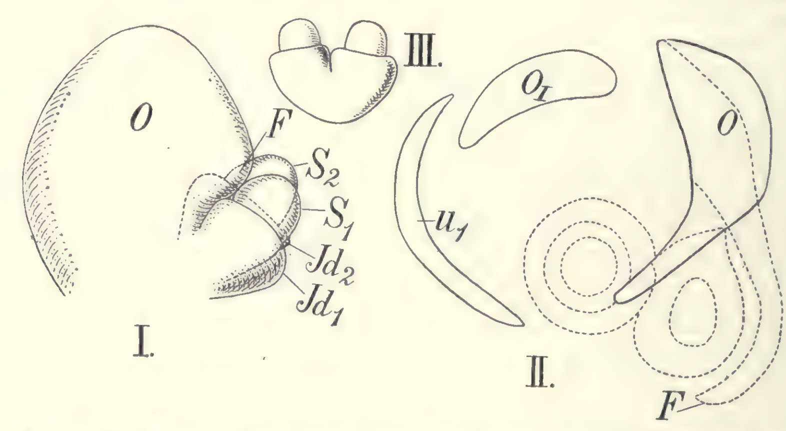


Fig. 449. Azolla filiculoïdes (sämtliche Abbildungen stark vergr.). *I* Sporophyll freipräpariert, von der Fläche gesehen. *O* Oberlappen, *F* Anlage des Flügels desselben, S_1, S_2 Anlagen von Makrosporangien, Jd_1, Jd_2 die zugehörigen Indusien. *II* Querschnitt durch zwei Blätter, links ein steriles, O_I dessen Oberlappen, u_1 dessen Unterlappen. Rechts ein fertiles Blatt bei hoher und bei tieferer Einstellung (letztere punktiert), *O* Oberlappen, *F* dessen Flügel, er bedeckt die zwei Makrosori. *III* Freipräparierter, ganz zur Bildung zweier Makrosori verwendeter Unterlappen von der Fläche, die Indusien erscheinen als Ringwälle.

Makrosporangium hervorgeht [1]). Unterhalb desselben erhebt sich als Ringwall das Indusium, welches — auf der Außenseite gefördert — integumentartig das Makrosporangium umwächst (vgl. den Abschnitt über Sporangienentwicklung).

2) Aus dem dem Unterlappen angrenzenden Teile des Randes des Opperlappens sproßt eine zunächst flügelförmige Wucherung hervor (*F*, Fig. 449, 450), welche man als ein Indusium bezeichnen würde, wenn nicht jeder der beiden Sori schon ein Indusium hätte.

Von allen sonstigen Sporophyllen weichen in ihrer Gestaltung am meisten ab die „Sporokarpien" der Marsiliaceen. Finden wir doch hier die Sporangien scheinbar im Innern eines geschlossenen, von einer meist harten Schale umgebenen Gewebekörpers, der bei der Reife in sehr merkwürdiger Weise durch die Quellung verschleimter Gewebe in

[1]) Die Teilung des Blattunterlappens ist besonders deutlich sichtbar in Fig. 449 *III*.

seinem Innern gesprengt wird — eine Einrichtung, welche, wie oben angedeutet, einmal die Überstehung von Trockenperioden ermöglicht — thatsächlich macht hier das „Sporokarp“ eine Ruheperiode durch — und sodann die Sporenkeimung nur dann eintreten läßt, wenn Wassermengen vorhanden sind, die auch für die weitere Entwicklung hinreichen.

Es wurde nun oben gezeigt, daß die Sporokarpien stets blattbürtigen Ursprunges sind und wie die Fiederblättchen von Marsilia ihren Ursprung aus den Flanken des Laubblattes nehmen. Die Entwicklungsgeschichte hat auch den sonstigen Aufbau dieser merkwürdigen Körper aufgeklärt. Zunächst sei erwähnt, daß die Sporokarpien stets dorsiventral sind, auch wo dies, wie bei Pilularia, äußerlich nicht hervortritt. Die „Frucht“ enthält hier (bei P. globulifera) vier Fächer, in denen Makro- und Mikrosporangien liegen, bei Marsilia sind die Fächer zahlreicher, auch hier in zwei Reihen angeordnet. Gegenüber der durch die Betrachtung des fertigen Zustandes gegebenen Annahme, daß die Sporangien hier wirklich im Innern geschlossener Hohlräume entständen, und Russow's auf schönen, aber unvollständigen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen beruhender Angabe, daß der „Soruskanal“ durch eine Spaltung des Gewebes entstehe, habe ich hervorgehoben[1]), daß die Sori hier ebenso

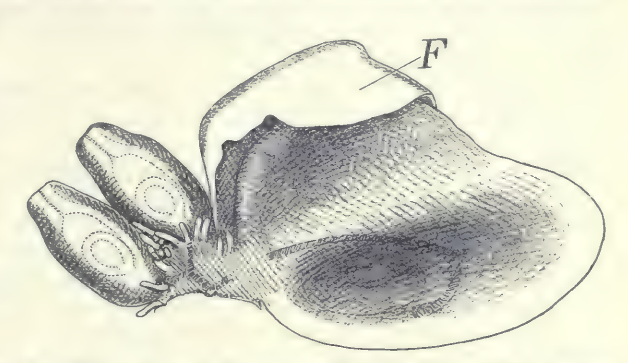


Fig. 450. Sporophyll von Azolla filiculoïdes, flach ausgebreitet. Links zwei Makrosori, rechts der Oberlappen, *F* flügelförmiger Auswuchs desselben, unten die Schleimhöhle sichtbar.

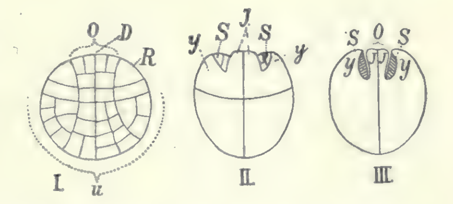


Fig 451. Schematischer Querschnitt durch Marsilia-Sporokarpien verschiedenen Alters. *I* Jung (*O* Ober-, *u* Unterseite), *R* Randzellen, *D* Segmentwand. *II* Älter, *J* „Indusium“-Anlage, *S* Sorusanlage, *y* seitliche Erhebung des Sporophylls. *III* Noch älter, Sori schraffiert.

wie bei allen andern leptosporangiaten Farnen aus Oberflächenzellen der Sporophyllanlage entstehen und in das Gewebe erst nachträglich versenkt werden. Diese Angabe ist durch die Untersuchungen von Büsgen, Meunier, Campbell und Johnson bestätigt und dahin ergänzt werden, daß die Placenta aus dem Blattrande hervorgeht. Die Vorgänge, welche dabei stattfinden, erinnern in mehr als einer Hinsicht an die unten für andere Farne, z. B. die Cyatheacee Balantium antarcticum zu schildernden, nur daß die Sori hier nicht wie dort auf die Blattunterseite, sondern (wie gleichfalls schon a. a. O. hervorgehoben wurde) auf

[1]) Beitr. zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Sporangien, III. Über die „Frucht“ von Pilularia, Botan. Zeitung, 1882, No. 45.

die Oberseite verschoben werden, wo die Grubenbildung eintritt. Die schematischen Querschnittsfiguren Fig. 451 *I—III* werden dies erläutern. Das jüngste Stadium Fig. 451 *I* erinnert an den Blattquerschnitt, der von einem jungen Farnblatt in Fig. 335 *II* gegeben wurde[1]). Wir sahen dort die Lamina aus Randzellen *L* entspringen. Bei dem Marsiliaceensporokarp sind ganz entsprechende Randzellen *R* (die hier noch etwas mehr nach der Oberseite verschoben erscheinen) vorhanden. An einigen Stellen des Randes — den späteren Fruchtfächern entsprechend — findet ein gesteigertes Wachstum statt, begleitet von charakteristischen Teilungen der Randzellen.

In Fig. 451 *II* sind die Randzellen, aus denen je ein Sorus hervorgeht, mit *S* bezeichnet; sie sind schon in eine seichte Grube versenkt und durch das Wachstum der mit *y* bezeichneten Stelle der Blattunterseite nach oben gerückt. Zugleich beginnt schon die Grubenvertiefung. Die mit *y* und die mit *JJ* bezeichneten Teile wachsen empor und versenken den Blattrand immer mehr in eine tiefe Grube, die mit einem engen, später durch Verwachsung geschlossenen Kanal nach außen mündet. Vergleichen wir den Vorgang mit dem von Dicksonia unten zu schildernden, so sehen wir, wenn wir nur die eine Hälfte der Figur in 454 *II* in Betracht ziehen, ganz analoge[2]) Vorgänge, die mit *y* bezeichnete Gewebepartie (die aber mit dem übrigen Sporokarpgewebe vereinigt bleibt) entspricht dem äußeren (*Jo* Fig. 454 *I*), die mit *J* bezeichnete dem inneren Indusium (*Ju* Fig. 454 *I*). Thatsächlich faßt man das mit *J* bezeichnete Gewebe auch bei den Marsiliaceen gewöhnlich als Indusium auf, namentlich deshalb, weil bei der Entleerung der Sori von Marsilia jeder derselben mit einer sackförmigen Hülle umgeben ist Fig. 452, *II*. Indes werden diese „Indusien“ nicht als gesonderte Gewebe angelegt, sondern erheben sich als eine, allen Soris gemeinsame Gewebemasse, in welcher man früh schon die Trennungslinien, nach welchen sie später auseinanderweichen, erkennen kann. Man müßte, wenn man sie als Einzelindusien betrachten will, eine „kongenitale Verwachsung“ derselben annehmen. Dafür vermag ich jetzt so wenig wie früher einen zwingenden Grund zu erkennen.

Es fragt sich nun noch, wie wir die Sporokarpien im ganzen auffassen sollen. Hier muß ich zunächst erwähnen, daß ich nirgends die mir von Johnson zugeschriebene Auffassung ausgesprochen habe „that it represents a simple leaflet or pinna with its edges folded in to meet at the ventral side of the capsule“[3]). Ich habe vielmehr meine Ansicht dahin angegeben, daß die Sori der Oberseite des Sporophylls eingesenkt seien. Diese Oberseite ist hier aber äußerst schmal, im wesentlichen nur durch das „Indusium“ repräsentiert. Ich habe die Grenze in Fig. 451 *III* angedeutet durch die Klammer (*O*). Alles andere — vom Rande abgesehen — ist stark entwickelte Unterseite, eine Einfaltung findet nicht statt. Johnson's Annahme, das Sporokarp sei homolog mit dem „petiole only of the sterile branch of a leaf“ halte ich für den Thatsachen nicht entsprechend. Was ist der „petiole“ eines Farnblattes? Der Teil der Blattanlage, an welchem die Ausbildung der Lamina ganz oder größtenteils unterbleibt und statt dessen die Ausbildung der mechanischen Gewebe in den Vordergrund tritt. Nicht damit, mit diesem differenzierten Teile eines Blattes ist

[1]) Die Oberseite ist hier, der Lage in der Knospe entsprechend, nach unten gekehrt, in Fig. III derselben Figur nach oben.

[2]) NB. nicht homologe!

[3]) Diese Auffassung findet sich bei A. Braun, nicht aber bei mir.

der Sporokarp homolog, sondern mit einer Blattanlage, an der (wie der von Pteris Fig. 535 *II* abgebildeten) die Differenzierung der Lamina noch nicht eingetreten ist. Das ist ein Unterschied! Auch zeigen die von Büsgen beobachteten Abnormitäten, daß in seltenen Fällen Fiederblättchen einer Marsilia sich zu sporokarp-ähnlichen Gebilden entwickeln können, und A. Braun fand bei einer Marsilia statt des Sporokarps ein Blättchen mit schmaler Spreite. Nach wie vor betrachte ich also das Sporokarp als einem Blattabschnitt homolog, ganz ähnlich wie bei Schizaea. Die Frage könnte nur sein, ob man die zur Sorusbildung verwandten Randpartien als Andeutungen einer weiteren (aber mit dem Blatt verschmolzen bleibenden) Fiederung betrachten will. Dazu sehe ich derzeit keinen schwerwiegenden Grund. Ich möchte hier, um die Verhältnisse noch weiter zu erläutern, auf ein sehr lehrreiches, in Fig. 452 abgebildetes Präparat von Marsilia polycarpa hinweisen. Es stellt die Zeichnung *I* die Oberflächenansicht eines freipräparierten ganzen Sporokarps dar, welches äußerst klein und noch gerade ist. Es ist ein keulenförmiger Körper, dessen unterer Teil (*St*) sich später zum Stiele entwickelt. Die jetzt noch vorhandene zweischneidige Scheitelzelle ist an der Spitze in der Oberansicht nicht deutlich erkennbar. Die Anlagen der Sori (x, x_1) treten deutlich hervor, man sieht ohne weiteres, daß es Oberflächenzellen sind, und zwar (wie Querschnitte zeigen) Randzellen, die sich durch ihre Größe deutlich abheben, sie sind meist durch eine Querwand in zwei Zellen geteilt, diese Zellen sind es, die in der oben angegebenen Weise später in Gruben versenkt werden; Fig. 452 *III* giebt eine Seitenansicht des Randes, es sind um diese Zeit auf der Oberseite des Sporokarps schon zwei seichte Längsgruben aufgetreten, welche durch eine mittlere Erhebung voneinander getrennt werden.

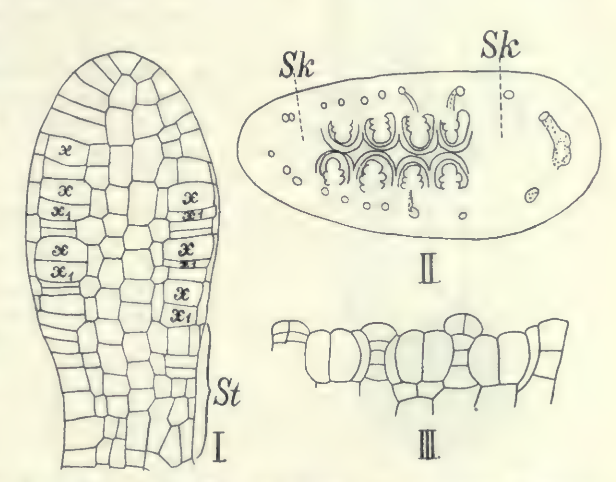


Fig. 452. *I* Marsilia polycarpa. Sehr junges Sporokarp von der Oberseite, stark vergr. x, x_1 Mutterzellen der Sori, die, aus Randzellen hervorgehend hier, schon etwas nach der Oberseite verschoben erscheinen. *St* Stiel. *II* Marsilia Brownii, Schnitt durch ein älteres Sporokarp, der Fläche parallel geführt. Acht Sori sind getroffen. *III* Marsilia polycarpa. Optischer Längsschnitt eines Sporokarps (dem in Fig. *I* abgebildeten entsprechend), die großen Zellen sind die Sorus-Mutterzellen.

Auf weitere Einzelheiten braucht hier nicht eingegangen zu werden. Es genügt, daß wir feststellen konnten, daß die merkwürdigen Gestaltungsverhältnisse der Marsiliaceensporokarpien sich auf die Sporophyllbildung der anderen leptosporangiaten Farne zurückführen lassen, und nur einen in Beziehung zu den Lebensverhältnissen eigenartig ausgebildeten Fall derselben darstellen. Eine besondere Erwähnung verdienen noch die

Marsiliaceen, welche ihre Sporokarpien in der Erde verbergen. In Westaustralien sammelte ich die in Fig. 453 abgebildete Pilularia Novae Hollandiae. Hier biegen sich die Stiele der Sporokarpien schon außerordentlich früh nach unten. Die Sporokarpien selbst sind mit der Mündung der Gruben schief nach oben gerichtet. Kein Zweifel, daß es sich hier, ähnlich wie der Knollenbildung bei Lebermoosen (p. 291 f.), namentlich um einen Schutz gegen rasche und starke Austrocknung handelt. Ganz ähnlich verhält sich offenbar die, mir nicht aus eigener Anschauung bekannte, Marsilia subterranea, bei Samenpflanzen giebt es ja eine ganze Anzahl, welche ihre heranreifenden Früchte im Boden verbergen, die angeführten Beispiele zeigen also aufs neue, wie analoge Anpassungen in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen wiederkehren.

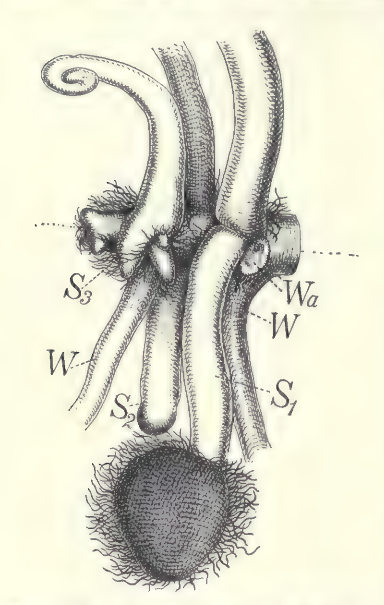


Fig. 453. Pilularia Novae Hollandiae. Vorderer Teil einer Pflanze von der Seite. Auf der dorsiventralen Sproßachse zwei Reihen von Blättern, S_1, S_2, S_3 Sporokarpien, W Wurzeln, Wa abgerissene Wurzel. (Neben jedem Blatt entspringen zwei Wurzeln.) Vergr.

c) Schutzeinrichtungen für die Sporangien und Stellung derselben am Sporophyll.

Auf diese Verhältnisse kann hier nur kurz eingegangen werden, da sie in den systematischen Werken ausführlich erörtert zu werden pflegen. Doch sind schon wegen des Vergleichs mit den Samenpflanzen einige allgemeinere Beziehungen zu erörtern.

α) Stellung der Sporangien am Sporophyll.

Fassen wir hier die Verhältnisse bei allen Pteridophyten ins Auge so zeigen sich so ziemlich alle Möglichkeiten realisiert. Wir finden die Sporangien auf der Sporophylloberseite bei den Lycopodinen, auf der Unterseite bei den meisten leptosporangiaten Farnen und den Marattiaceen, auf den Blattkanten bei den Schizaeaceen (wo eine Verschiebung nach unten stattfindet), den Marsiliaceen (bei denen eine Verschiebung nach oben stattfindet), und den Ophioglosseen (wo sie im fertigen Zustand des Blattes gleichfalls nach oben hin verschoben erscheinen), ringsum gleichmäßig verteilt bei Osmunda[1]) (bei der verwandten Todea stehen sie auf der Unterseite), an den Sporophyllen der Equisetinen, Salvinia und den Placenten („Receptakeln") der Hymenophylleen. Es besteht also eine große Mannigfaltigkeit, welche wir auch bei den Sporophyllen der Samenpflanzen wieder antreffen. Allgemeinere Beziehungen in dieser Mannigfaltigkeit aufzufinden, wird nicht leicht sein ohne Zuhilfenahme mehr oder minder kühner Hypothesen. Am meisten Aussicht werden diese innerhalb engerer Verwandtschaftsgruppen, z. B. der der Farne haben. Hier können wir, wie mir scheint, den Satz aufstellen, daß die Sporangien im

[1]) Wie ich Vergl. Entwicklungsgesch. p. 387 nachgewiesen habe, daselbst auch Abbildungen.

allgemeinen desto mehr die Stellung auf der Blattunterseite „anstreben", je mehr die Sporangien tragenden Teile der Sporophylle laubblattartig ausgebildet sind. Beispiele dafür sollen unten gegeben werden. Hier sei nur hervorgehoben, daß die Stellung auf der Unterseite in mehrfacher Beziehung von Vorteil sein wird. Einmal wird dadurch die Assimilationsfähigkeit der Lichtseite nicht beeinträchtigt, sodann sind die Sporangien, welche ihre Sporen bei den Landformen nur infolge von Austrocknung ausstreuen, vor Benetzung geschützt, und auch für die Sporenverbreitung ist diese Stellung günstiger, denn wenn die Sporangien auf der Blattoberseite ständen, müßten viele Sporen auf das Blatt fallen. Nur als seltene Ausnahme sehen wir deshalb bei Sporophylllaubblättern die Sporangien auf der Oberseite (Beispiele: Aspidium anomalum in Ceylon, welches nur eine Form von Aspid. aculeatum sein dürfte, von der mir fraglich erscheint, ob sie aus Sporen sich konstant reproduziert, um so mehr, als auch bei anderen Farnen, welche normal die Sporangien auf der Unterseite tragen, gelegentlich die Stellung auf der Oberseite beobachtet wurde. So bei Polypodium lepidotum, P. proliferum und Asplenium Trichomanes [1]).

Für die angeführte Beziehung seien einige Beispiele angeführt. Sehr auffällig ist der Unterschied von Osmunda und Todea. Bei ersterer sind die Sporophylle von den Laubblättern scharf unterschieden, bei letzterer nicht; die verschiedene Stellung der Sporangien wurde schon oben erwähnt; wenn bei Osmunda nur wenige Sporangien auf den Blättchen sich finden, stehen sie wie bei Todea auf der Blattunterseite. Wir sehen hier also an ein und derselben Pflanze die oben hervorgehobene Beziehung. Ebenso findet sich die randständige Stellung meist da, wo die fertilen Blattteile nicht oder unbedeutend assimilieren (Ophioglosseen, Botrychium, Aneimia, Sektion Euaneimia). Man hat versucht [2]), diese Stellung als die primäre zu betrachten, die Stellung auf der Unterseite als eine Verschiebung. Eine solche Verschiebung läßt sich in manchen Fällen entwicklungsgeschichtlich beobachten. So unter den Schizaeaceen bei Schizaea, Lygodium, Mohria und mehreren Aneimiaarten. In allen diesen Fällen werden die Sporangien randständig angelegt und durch die Entwicklung des „Indusiums" auf die Unterseite verschoben.

Es sei dies an einem einfachen Beispiel dargestellt. Dicksonia antarctica besitzt, wie der in Fig. 454 *III* abgebildete Schnitt zeigt, Sporangienhaufen, welche scheinbar auf der Blattunterseite entspringen, sie sind von einer zweiklappigen Hülle umschlossen. Der obere, übergreifende Teil derselben (*Jo*) hat die Struktur der Blattfläche (von seinem trichomatösen Rande abgesehen), der untere (*Ju*) ist dagegen aus nicht chlorophyllhaltigen Zellen aufgebaut, er dient zunächst wohl mit als Wasserspeicher. Dieser Teil ist es auch hauptsächlich, der später eine Bewegung ausführt [3]), welche den Sorus bloßlegt und so die Sporenausstreuung gestattet. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß das Gewebepolster (die Placenta), welchem

---

[1]) Vgl. KUNZE, Über abnorme Fruchtbildung auf der Oberseite der Wedel von Farnen aus den Polypodiaceen, Bot. Zeitung, 1848, p. 687. Es würde also z. B. bei Asp. anomalum durch Sporenaussaat zu vermitteln sein, ob die Nachkommen nicht wenigstens zum Teil die Sporangien auf der Blattunterseite tragen. Betreffs Acrostichum peltatum vgl. p. 667.

[2]) Vgl. z. B. PRANTL, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen, 2. Heft.

[3]) Wie diese stattfindet, ist ebenso wie Bewegung der Indusienklappen mancher Hymenophyllumarten näher zu untersuchen, doch ist nicht zu bezweifeln, daß Austrocknung die Bewegung verursacht.

die Sporangien aufsitzen, aus dem Blattrande hervorgeht, der aber frühzeitig auf die Blattunterseite verschoben wird. Dieser Vorgang ist in Fig. 454 *I* schon eingetreten, man erkennt aber deutlich die den Blattrand einnehmenden keilförmigen Zellen *R*. Das untere Indusium *Ju* ist als eine Wucherung der Blattunterseite schon angelegt, auch die Stelle, an der das obere entspringen wird, ist deutlich sichtbar (*Jo*). *Ju* ist also eine Wucherung der Blattunterseite, *Jo* eine der Blattoberseite. Die ersten Sporangien

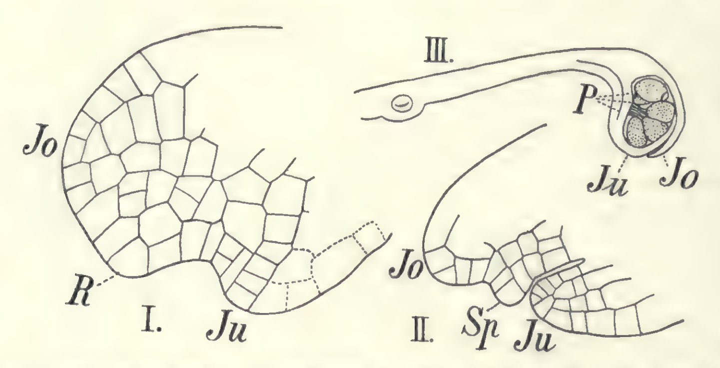


Fig. 454. Dicksonia antarctica. *I* Längsschnitt durch ein Blättchen, das sich zur Anlage eines Sorus anschickt. *R* Randzelle, *Jo* Anlage des oberen, *Ju* des unteren Indusiums. *II* Dasselbe älter, es sind schon Sporangienanlagen *(Sp)* vorhanden. *III* Längsschnitt durch einen fast reifen Sorus, *P* Placenta.

gehen aus den Randzellen des verbreiterten Blattrandes selbst hervor, ihnen folgen andere in unregelmäßiger Reihenfolge. Im wesentlichen ähnliche Vorgänge finden sich bei Davallia und in anderen Fällen. Denken wir uns nun den Vorgang dahin abgekürzt, daß das obere Indusium schon von vornherein, nicht erst nachträglich sich in die Verlängerung des Blattrandes stellt, so heißt das mit anderen Worten, daß die Sporangien auf der Blattunterseite auftreten[1]). Sie entstehen hier oft noch recht nahe dem Blattrande, so z. B. in dem in Fig. 455 von Allosurus abgebildeten Falle, wo die jüngsten (äußeren, es entstehen auch nach innen hin neue) Sporangien nur durch eine Zelle vom Blattrande getrennt sind. Ob diese „Verschiebung" einem phylogenetischen Vorgange entspricht, entzieht sich unserer Kenntnis.

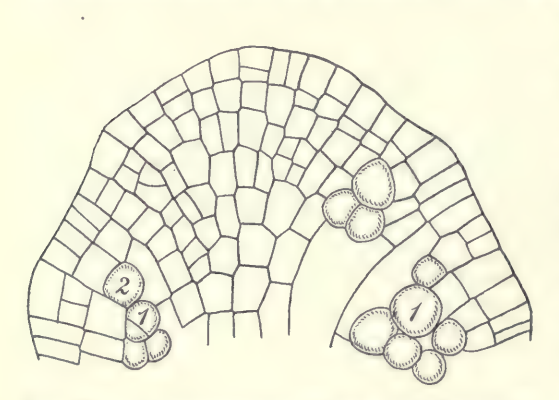


Fig. 455. Allosurus crispus. Spitze einer Sporophyllfieder von der Unterseite (stark vergr.).

β) Anordnung der Sporangien. Schon aus dem oben

---

[1]) Man könnte auch folgende Reihe konstruieren: 1) Einzelne randständige Sporangien (Schizaeaceen, Ophioglosseen). 2) Es kommen zu diesen weitere auf der Blattoberseite und -unterseite hinzu. 3) Die Bildung der randständigen Sporangien unterbleibt, der Rand wächst vegetativ weiter, die Sporangien der Oberseite werden meist unterdrückt (Polypodiaceen etc.).

Gesagten ist ersichtlich, daß die Sporangien auf den Sporophyllen entweder einzeln oder in Gruppen auftreten. Wenn diese Gruppen einem Gewebepolster entspringen, in welches meist die Fortsetzung eines Nerven resp. eine mit demselben in Verbindung stehende Tracheidengruppe eintritt, hat man sie als „Sorus" bezeichnet. Indes ist eine scharfe Abgrenzung der Sori vielfach nicht möglich und zweckmäßiger erscheint eine neuerdings von Bower[1]) gegebene Einteilung.

1) Simplices: Sporangien einzeln oder, wenn in Gruppen stehend, alle zu gleicher Zeit angelegt (Marsiliaceen, Osmundaceen, Schizaeaceen, Gleicheniaceen, Matoniaceen).

2) Gradatae: Sporangien auf einer mehr oder minder verlängerten Placenta (Receptaculum) in basipetaler Richtung entstehend (Loxsomaceen, Hymenophyllaceen, Cyatheaceen, Dicksonieen, Dennstedtineen).

3) Mixtae: Sporangien verschiedenen Alters gemischt — alle übrigen leptosporangiaten Farne. Bezüglich der näheren Begründung dieser Einteilung muß auf das Original verwiesen werden.

γ) Hier sind noch die Schutzeinrichtungen für die Sporangien zu erörtern. Diese sind sehr mannigfaltig. Sie sind gegeben:

1) Durch die Gesamtgestaltung der Sporophylle. Bei vielen Farnen sind die Sporangien durch die Knospenlage des Sporophylls geschützt (vgl. z. B. Ophioglosseen, p. 664), oder die Sporophyllränder biegen sich über die Sporangien her, ähnlich wie die Fruchtblattränder der Angiospermen über die Samenanlagen (Makrosporangien); besonders groß ist diese Ähnlichkeit bei vielen Acrostichaceen. Die Sporophylle von Elaphoglossum spathulatum (Fig. 456 *II*) sind in der Jugend hülsenähnlich, sie sind nämlich nach unten eingeschlagen (der in Fig. 456 abgebildete Querschnitt zeigt, daß die Sporangien hier auf der ganzen Fläche mit Ausnahme der Ränder und der Mittelnerven stehen). Ähnlich ist es bei Hymenolepis spicata, nur daß hier ein größerer Teil der Blattfläche frei von Sporangien ist (Fig. 456 *I*). Übrigens ist klar, daß es auch darauf ankommen wird, in welchem Altersstadium der Sporangien die Sporophylle sich entfalten. Sind die Sporangien zu dieser Zeit schon fertig oder mit derben Wandungen versehen, so brauchen sie weniger Schutzeinrichtungen, als wenn junge Sporangien noch am entfalteten Blatte vorhanden sind. Damit mag es zusammenhängen, daß namentlich bei den zwei letzten Gruppen Bower's Schutzeinrichtungen in besonders reichem Maße sich finden. Solche sind

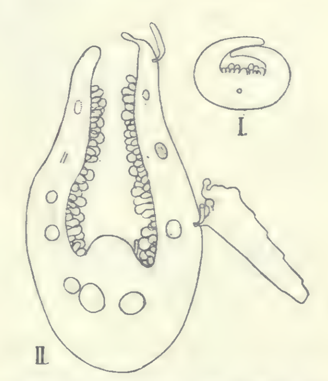


Fig. 456. Querschnitte durch unentfaltete Sporophylle, *I* von Hymenolepis spicata, *II* von Elaphoglossum (Acrostichum) spathulatum. Im Reifestadium reitet sich das Sporophyll flach aus.

2) Haarbildungen auf den Sporangien: z. B. Gymnogramme villosa G. Totta, Polypodium crenatum u. a. (vgl. Glück a. a. O.) oder zwischen den Sporangien (besonders wirksamen Schutz gewähren schildförmige Haare).

[1]) Studies in the morphology of spore producing members, IV. — Auf die dem Bau der Sporangien entnommenen Charaktere kann hier noch nicht eingegangen werden.

3) Indusien, die als Wucherungen des Blattrandes, der Blattunterseite oder der Placenta entstehen können [1]). Sie werden in den systematischen Werken ausführlich besprochen, deshalb ist es nicht erforderlich, hier näher darauf einzugehen. Die Bedeutung der Indusien hat KÖLREUTER [2]) schon vor langer Zeit experimentell festgestellt. Er fand bei verschiedenen Farnen, daß die Sporangien vertrockneten, wenn jungen Soris die Indusien abgenommen wurden. Bei jungen Soris von Scolopendrium vulgare fand er Tropfenausscheidung, die seiner Ansicht nach vom Indusium ausgeht — ein Beweis dafür, daß die Indusien in der Jugend besonders wasserreich sind. Später vertrocknen sie und gestatten so die Verstreuung der Sporen [3]).

4) Versenkung der Sori in Gruben. Diese kann mit der Indusienbildung kombiniert auftreten, z. B. Scolopendrium. Ein einfacheres Beispiel bietet Polypodium obliquatum (Fig. 457). Hier stehen die Sori in Vertiefungen des Blattgewebes, welche von einer wulstförmigen Wucherung (*E*) umgeben sind. Die Sporangien gelangen der Altersfolge entsprechend durch die starke Verlängerung ihres Stieles an die Mündung der Grube und streuen ihre Sporen aus. Die jüngeren Sporangien sind durch die älteren geschützt, bei anderen Farnen, z. B. Polypodium jubaeforme, saccatum u. a., sind auch noch Haare zwischen ihnen vorhanden, welche ursprünglich die Mündung der Grube abschließen. Von diesem Verhalten nicht wesentlich verschieden ist die Versenkung der Sporangien bei den Marsiliaceen, nur daß hier die Ausmündung der Sorusgruben später geschlossen wird.

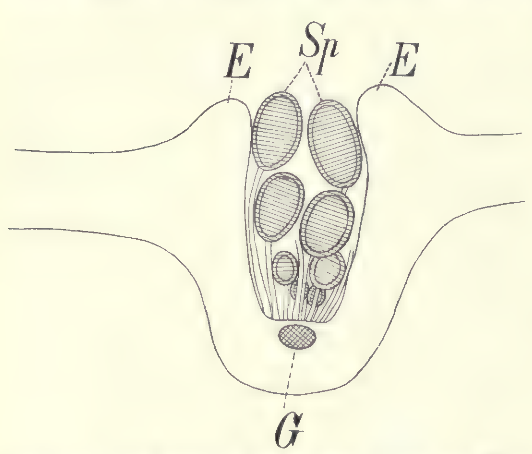


Fig. 457. Längsschnitt durch einen Sorus von Polypodium obliquatum, vergr. und etwas schematisiert. *Sp* Sporangien, *E* Erhebung des Sporophylls.

d) Bedingungen für das Auftreten der Sporophylle.

Die Sporophylle treten nicht sofort bei der Keimung, sondern erst bei Erreichung eines bestimmten Altersstadiums auf, bei einjährigen Farnen, wie Anogramme leptophylla, natürlich früher als bei langlebigen, sich langsam entwickelnden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Bildung der Sporangien und der Sporophylle abhängig ist von bestimmten äußeren Faktoren (Lichtintensität, Ernährungsverhältnissen etc.) und inneren Beziehungen (Korrelationen). Letzteres wird ja schon durch

[1]) Vgl. BURCK, Over de ontwikkelings geschiedenis en den aard van het indusium der varens, Haarlem 1874; GLÜCK a. a. O.

[2]) KÖLREUTER, Das entdeckte Geheimnis der Kryptogamie, Karlsruhe 1777.

[3]) Bei Besprechung der Sporangien wird auf besonders eigentümliche Indusienbildungen, wie die von Lygodium, noch kurz einzugehen sein. Es verdiente eine nähere Untersuchung, inwiefern bei manchen Farnen die Indusien bei der Reife andere als die oben angeführten Schrumpfungsbewegungen ausführen.

die p. 656 erwähnte Möglichkeit der experimentellen Umbildung von Sporophyllanlagen in Laubblätter erwiesen, und es ist von vornherein klar, daß die Pflanze nur dann zur Sporangienbildung schreiten wird, wenn sie das nötige Baumaterial zur Verfügung hat. Außer diesen Bedingungen, die wir kurz als die Erreichung einer gewissen „Reife" bezeichnen können, scheinen in einzelnen Fällen noch besondere Reizwirkungen in Betracht zu kommen.

Im einzelnen ist aber die Abhängigkeit der Sporophyllbildung von äußeren Faktoren noch sehr wenig erforscht. Einen merkwürdigen Fall hat Raciborski [1]) nachgewiesen bei einer dem Acrostichum Blumeanum nahestehenden Farnart. Diese bildete, auf dem Boden wachsend, sehr üppige Blätter, aber keine Sporophylle aus, die letzteren traten aber auf, wenn der Pflanze die Möglichkeit geboten war, an einer vertikalen Stütze emporzuklettern. Welche Veränderung der Lebensbedingungen hier die Sporophyllbildung „ausgelöst" hat, ist nicht näher bekannt. Ich möchte aber vermuten, daß es sich in erster Linie um eine Wachstumshemmung des Rhizoms nach vorausgegangener guter Ernährung handelt. Der Fall wäre dann analog dem, den ich früher für Marsilia (quadrifolia) u. a. hervorhob. Wenn diese im Wasser wachsen (so z. B. beobachtet bei Marsilia polycarpa in Südamerika), machen sie lange, sehr üppige Triebe, bringen aber keine Sporophylle hervor, während solche auf dem Lande in Menge auftreten [2]). Bei Kultur auf dauernd trockenem Boden treten aber bei M. quadrifolia Sporophylle überhaupt nicht auf [3]), die Pflanze ist dann offenbar geschwächt und unterernährt, man muß also bei jeder Art die Lebensbedingungen, denen sie angepaßt ist, sorgfältig in Betracht ziehen, da diese auch für das Auftreten der Sporophylle in Betracht kommen. Wir können aber bei den fruktifizierenden Sprossen beobachten, daß die Internodien der Sproßachsen kürzer und gedrungener sind als bei den üppigen Wassertrieben, und es dürfte experimentell möglich sein, auch bei diesen durch Wachstumshemmung die Sporophyllbildung hervorzurufen.

2) Equisetum. Die Sporophylle sind hier gestielte Schilder, welche die Sporangien auf der Unterseite der schildförmigen Fläche ringsum gleichmäßig verteilt tragen. Die Abweichung gegenüber den sterilen Blättern ist groß, diese sind bekanntlich in einer Scheide, die in einzelne Zähne ausgeht, verwachsen. Die Sporophylle sind frei und schildförmig. Die große Verschiedenheit der beiden Bildungen weist darauf hin, daß sie frühzeitig eintritt. Die Frage ist auch hier: a) Welche biologische Bedeutung hat die Gestalt der Sporophylle? b) In welcher Beziehung stehen sie zu den vegetativen Blättern?

a) Bekanntlich stehen die Sporophylle in der Blüte (dem ährenförmigen Sporangienstand) dicht gedrängt, die schildförmigen Sporophylle liegen mit den Rändern einander ursprünglich dicht an und sind sogar miteinander verzahnt, wodurch die auf der Unterseite der Schilder stehenden jungen Sporangien vortrefflich geschützt sind und der Mangel eines Indusiums und sonstiger Schutzapparate leicht verständlich wird. Die Internodien zwischen den Sporophyllwirteln sind zunächst noch sehr

---

[1]) Raciborski, Beeinflussung der Sporophyllbildung bei dem Acrostichum Blumeano affine, Flora, 87. Bd., Jahrg. 1900, p. 25 ff.

[2]) Übrigens kommt je nach den Anpassungsverhältnissen der betreffenden Arten feuchterer oder trockener Boden in Betracht.

[3]) Vgl. A. Braun, Nachträgliche Mitteilungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia, Monatsber. der Berl. Akad., 1872, p. 650.

kurz, erst später strecken sie sich, ebenso die Sporophyllstiele; jetzt sind die Sporangien zur Aussaat reif[1]), sie öffnen sich durch Austrocknung und zerstreuen die Sporen. Eine ganz ähnliche Gestalt der Sporophylle treffen wir übrigens in den männlichen Blüten mancher Coniferen (z. B. Taxus). Wir sehen also bei Equisetum, daß die Gestalt des Sporophylls, die Schildform und der Besitz eines Stieles mit dem Schutz der Sporangien und mit der Sporenaussaat zusammenhängt.

b) Die vegetativen Blätter der Equiseten kommen — was ihre Leistungen betrifft — wesentlich nur als Schutzapparate für die Stammknospe (auch für die noch wachsenden Internodien) in Betracht. Es ist wahrscheinlich, daß sie reduziert sind, indes ist darüber bei dem Mangel verwandter lebender Formen nichts Sicheres auszusagen. Die Blattanlagen entstehen als ein über dem Vegetationspunkt hervorgewölbter Zellhügel. Bei den Laubblättern wird aber nur der obere Teil desselben zur Blattbildung verwendet (was eben mit der wenig massigen Entwicklung des Blattes zusammenhängt), während der untere Teil der Blattanlage zur „Berindung" des Sproßinternodiums dient. Bei den Sporophyllen dagegen werden alle Zellen der Blattanlage zur Blattbildung herangezogen, entsprechend der massigeren Entwicklung der Sporophylle[2]). Im Grunde besteht der Unterschied der Entwicklung — von den Volumverhältnissen abgesehen — eben darin, daß sehr früh (noch vor dem Auftreten des auch hier durch Interkalarwachstum entstehenden Sporophyllstiels) die Wachstumsverteilung eintritt, die zur Bildung eines schildförmigen, und zwar eines „hypopeltaten" Blattes führt (vgl. p. 532), wobei aber eine Reduktion der Blattfläche (die den o b e r e n Teil des Schildblattes bildet) eintritt, das Randwachstum, das sonst zur Bildung einer dünnen Blattlamelle führt, wird hier unterdrückt. Es steht damit ganz im Einklang, daß man gelegentlich Mittelformen zwischen Sporophyllen und Laubblättern trifft (vgl. GLÜCK a. a. O.), bei denen eine Spreite mehr entwickelt ist; diese entspricht dann stets dem oberen Teil des Sporophylls, der untere ist dem sterilen Blatte gegenüber ebenso eine Neubildung, wie z. B. an den Staubblättern mancher Cupressineen oder den in Fig. 343 abgebildeten Niederblättern von Asparagus comorensis. Die Thatsache, daß die ersten Entwicklungsstadien von Laubblatt und Sporophyll übereinstimmen und daß die Blattanlage beim Laubblatt nur teilweise, beim Sporophyll ganz auswächst, kann man meines Erachtens nicht zu dem Schlusse verwenden, daß die Gestaltung des Sporophylls der Equiseten das phylogenetisch ursprünglichere Verhalten darstelle[3]), vielmehr steht, wie oben gezeigt wurde, die Entwicklung hier wie überall im Einklang mit dem fertigen Zustand: ein dünnes Organ beansprucht weniger Zellenmaterial als ein dickes; höchstens könnte man in der Entwicklung der Laubblattanlagen einen Grund dafür sehen, daß sie früher massiger entwickelt waren als jetzt; wir sehen aber, daß wir auch jetzt ungezwungen das Sporophyll aus den Laubblättern ableiten können. Assimilationsorgane von der Gestalt der Equisetensporophylle würden dagegen ganz wunderbare Bildungen sein.

---

[1]) Diese wird bei einigen Arten dadurch erleichtert, daß die Sporophyllstiele sich (offenbar negativ geotropisch) nach oben biegen. So bei Equisetum Telmateja (vgl. die SACHS'sche Abbildung Fig. 321 in GOEBEL, Grundzüge der Systematik). Es wird die Fläche des Sporophylls schief oder fast horizontal gestellt und so verhindert, daß die Sporenmassen in größerer Menge zwischen den Sporophyllen liegen bleiben. Es ist gewiß kein Zufall, daß das gerade bei der Art auffällig ist, welche die größten Sporophylle besitzt.

[2]) Vgl. die in Bot. Ztg. 1880 gegebene Darstellung, die später von GLÜCK (a. a. O.) bestätigt wurde.

[3]) Ob dafür a n d e r e Gründe sprechen, kann hier unberührt bleiben.

An der Basis der Equisetumblüten findet sich ein Blattwirtel[1]), welcher sowohl von den vegetativen Blättern als von den Sporophyllen verschieden ist, der „Annulus", der übrigens gelegentlich in die Sporophyllbildung hineingezogen wird. Die Frage, ob diesem Gebilde eine funktionelle Bedeutung zukomme, scheint, soweit ich sehen kann, nicht aufgeworfen worden zu sein. Es besitzt aber eine solche unzweifelhaft und zwar im Knospenzustand der Blüte. Die Sporangien sind, wie oben erwähnt, sämtlich dadurch geschützt, daß sie unter den schildförmigen Ausbreitungen der Sporophylle verborgen sind. Die unteren Sporangien der untersten Sporophyllreihe würden dagegen frei liegen. Sie schützt der „Annulus", welcher so ausgebildet ist, als ob man mit einer plastischen Masse die unterste Sporophyllreihe abgeschlossen hätte, er paßt genau in die Vorsprünge der Sporophylle und läßt sich also durch seine Funktion der der Blütenhülle resp. des Kelches der höheren Pflanzen vergleichen. Dadurch wird also die Hemmung, welche dieser Blattwirtel den vegetativen gegenüber erfährt, zwar nicht kausal, aber teleologisch verständlich. Die obersten Sporophylle der Blüte aber erfahren einen analogen Schutz dadurch, daß die an der Blütenspitze stehenden Sporophylle unvollständig ausgebildet werden, sie bleiben mit der Blütenachse teilweise verschmolzen[2]). Ihre Gestaltung ist aber eine andere als die des „Ringes" und bietet keinen Anhalt für die naheliegende Annahme, daß der Ring aus steril gewordenen Sporophyllen hervorgegangen sei, vielmehr stellt der Ring deutlich eine Hemmungsbildung der vegetativen Blätter dar.

Die Blüten der Equiseten sind Sprosse begrenzten Wachstums. Dies spricht sich auch in der Zellenanordnung aus: die Scheitelzelle des Blütensprosses wird ersetzt durch eine Zellgruppe; wir sehen also, daß die Blütenbildung nicht nur die Gestaltung der Blätter, sondern auch die der Sproßachse verändert. Es spricht sich dies auch darin aus, daß die die Blütenknospen umhüllenden Blattscheiden dem größeren Umfang der ersteren entsprechend größer sind, als die der vegetativen Sprosse.

Bei manchen Equisetumarten bewirkt das Auftreten der Sporophylle eine Veränderung in der Ausgestaltung d e s g a n z e n S p r o s s e s, dessen Ende zur Blüte wird, bei anderen nicht. A. Braun hat die Equisetumarten dementsprechend eingeteilt in Equiseta homophyadica — sterile und fertile Sprosse stimmen überein (z. B. Equ. palustre, limosum, hiemale) und Equ. heterophyadica — sterile und fertile Sprosse sind verschieden. Die letzteren sind dadurch ausgezeichnet, daß sie keine Äste besitzen und nicht assimilieren, es fehlt das Chlorophyll, die Chromatophoren bringen einen rötlichen Farbstoff statt des Chlorophylls hervor; es darf wohl angenommen werden, daß dadurch eine stärkere Erwärmung der fertilen Sprosse bedingt wird. Bei Equisetum arvense und E. Telmateja verharren die fertilen Sprosse auf diesem Entwicklungszustand, sie gehen nach der Sporenaussaat zu Grunde (Equiseta heterophyadica ametabola), bei Equ. pratense und silvaticum aber (die als Equ. heterophyadica metabola bezeichnet werden) bildet auch der fertile Sproß später Astquirle und ergrünt, wenngleich in verschiedener Weise[3]). Bei Equ.

[1]) Bei Equis. arvense nicht selten zwei.

[2]) Bei Equisetum arvense sind die obersten, unvollständig entwickelten Sporophylle nicht selten zu e i n e m scheinbar terminalen schildförmigen Sporophyll „verwachsen".

[3]) Vergl. Goebel, Über die Fruchtsprosse der Equiseten, Ber. der Deutschen botan. Gesellsch., IV (1886), p. 184 ff.

silvaticum bleibt das durch besonders lange Blattscheiden geschützte Gewebe der Internodien der fertilen Sprosse zunächst embryonal und entwickelt sich später wie das der sterilen Sprosse, bei Equ. pratense ist dies nur mit dem unteren Teil der Internodien der Fall, der obere ist in einen Dauerzustand übergegangen und verändert sich nicht weiter. Die fertilen Sprosse erscheinen also gegenüber den sterilen als Hemmungsbildungen[1]), die auf einer einfacheren Stufe der Gestaltung und des anatomischen Baues stehen blieben. Bei den Equ. heterophyadica ametabola ist diese Hemmung eine dauernde, bei den anderen eine vorübergehende. Das Experiment zeigt aber, daß man auch die Fruchtsprosse der „ametabolen" Arten zu einer, wenigstens teilweisen, vegetativen Entwicklung veranlassen kann (vgl. a. a. O.). Wenn man sie in Wasser untertaucht, so entwickelt eine größere Anzahl derselben (während andere zu Grunde gehen) aus den untersten (bis 6) Internodien Seitensprosse, und es tritt auch Ergrünen der Internodien ein [2]). Auch diese Sprosse erscheinen uns somit als Hemmungsbildungen, und es erscheint wahrscheinlich, daß die Hemmung in Beziehung steht zu äußeren Bedingungen einerseits, zu inneren andererseits.

In ersterer Beziehung ist hervorzuheben, daß die ametabolen Schafthalme solche sind, welche ihre fertilen Sprosse im ersten Frühling entwickeln. Der Boden, namentlich an den von den Equiseten bevorzugten feuchten Standorten, ist zu dieser Zeit noch kalt, die Wasserzufuhr dementsprechend erschwert. Die Temperaturerhöhung reicht wohl aus zur Streckung der schon im Herbste fast fertig gestellten fertilen Sprosse, die vegetative Entwicklung setzt erst später ein, und die vegetativen Sprosse entziehen wahrscheinlich den fertilen auch Materialien (Wasser u. s. w.), welche diese zur vegetativen Entwicklung benutzen könnten. Die homophyadischen Equiseten entwickeln ihre fertilen Sprosse später, zu einer Zeit, wo die Bedingungen für die Wasseraufnahme günstiger sind. Die metabolen Equiseten stehen in der Mitte, sie wachsen zudem, soweit meine Erfahrungen reichen, auch auf weniger kaltem und nassem Boden.

Somit erscheinen uns auch hier, wie bei den Farnen, die fertilen Sprosse als Umwandlungsprodukte der sterilen, und ferner läßt sich auf Grund experimenteller Erfahrung die Verschiedenheit im Verhalten der fertilen Sprosse zu den Lebensverhältnissen in Beziehung setzen [3]), weitere experimentelle Untersuchungen werden diese Beziehungen noch eingehender zu prüfen haben.

Die merkwürdigen fossilen Formen der Equisetaceen müssen hier unbesprochen bleiben, ebenso auch bei anderen Pflanzen. So bedeutend auch die Resultate der phytopaläontologischen Forschung in den letzten

---

[1]) Man vergleiche, was über zeitweilige und dauernde Hemmung bei den Kotyledonen ausgeführt wurde (p. 591 ff.).

[2]) Dieselbe Erscheinung findet sich auch in der Natur auf Wiesen, welche im ersten Frühjahr unter Wasser stehen. Man vergl. im übrigen die Schilderung der verschiedenen Ausbildungsformen der fertilen Equisetumsprosse bei Luerssen, Die Farnpflanzen oder Gefäßbündelkryptogamen, Leipzig 1889.

[3]) Dabei ist nicht zu vergessen, daß bei den ametabolen Equiseten die Beeinflussung durch die Lebensbedingungen offenbar schon auf die ganze Organisation umändernd eingewirkt hat; auch wenn die Bedingungen für Wasseraufnahme aus dem Boden günstige sind, braucht bei ihnen eine vegetative Entwicklung noch nicht zu erfolgen, weil sie zu einer ausgiebigeren Aufnahme von Wasser (und Nährstoffen) nicht mehr so wie die sterilen Sprosse eingerichtet sind. Und im oberen Teile der fertilen Sprosse ließ sich eine vegetative Weiterentwicklung überhaupt nicht mehr erzielen.

Jahrzehnten waren, so liegt es doch in der Natur der Sache, daß einerseits die morphologische Deutung der Blütenbildung der ausgestorbenen Formen vielfach noch unsicher, andererseits die Auffindung von Beziehungen zwischen Gestaltung und inneren und äußeren Bedingungen derzeit unmöglich ist. Es würde hier also nur die rein deskriptive Schilderung wiederholt werden können, die der Leser besser, als der Verf. sie geben könnte, in den paläophytologischen Lehrbüchern findet [1]).

3) Lycopodinen. Während bei den Equiseten Sporophylle und Laubblätter stets verschieden sind (mit Ausnahme von teratologischen Erscheinungen), finden wir bei den Lycopodien wie bei den Farnen die beiden Fälle, daß die Laubblätter von den Sporophyllen nicht verschieden sind, und den, daß eine solche Verschiedenheit eintritt. Ersteres ist der Fall z. B. bei Lycopodium Selago [2]). Als Beispiel für das Verhalten anderer Arten sei L. annotinum angeführt. Die Sporophylle dienen hier nicht mehr als Assimilationsorgane, sie haben statt der grünen eine gelbliche Farbe. Ihre Blattbasis ist erweitert, und sie sind dadurch imstande, das große auf dieser sitzende Sporangium besser zu umhüllen; der Rand des Blattes ist flügelförmig ausgewachsen. Die häutigen Ränder biegen sich, wenn die Sporen reif sind (ebenso wie der obere Teil des Sporophylls) später zurück, und erleichtern so die Sporenausstreuung [3]). Außerdem läuft von jedem Blatte ein Blattkissen [4]) (*B* Fig. 458) nach unten, das dem Querschnitt einer Rasiermesserschneide gleicht, und die Zwischenräume zwischen den Sporangien ausfüllt. Diese sind, wie der Querschnitt Fig. 458 zeigt, vortrefflich geschützt, die Abweichungen in der Gestaltung des Sporophylls den Laubblättern gegenüber teleologisch also leicht verständlich [5]).

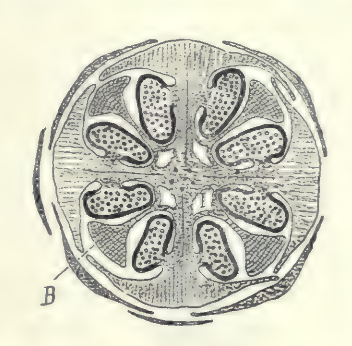


Fig. 458 (nach Glück). Querschnitt durch eine Blüte von Lycopodium annotinum, etwa 14mal vergr. Die Sporophylle stehen in vierzähligen Wirteln. Jedem Sporophyll sind scheinbar zwei Sporangien angeheftet; in Wirklichkeit ist nur eines vorhanden, das wegen seiner stark gekrümmten Gestalt auf dem Querschnitt zweimal getroffen ist. *B* die keilförmige Basis der Sporophylle des nächst höheren Wirtels.

Mit den Equisetinen stimmen übrigens die Lycopodinen darin überein, daß die Sporangien angelegt werden, solange die Sporophylle noch verhältnismäßig klein sind (vgl. Fig. 435). Indes möchte ich darin zunächst keine phylogenetisch bedeutsame Erscheinung sehen, sondern nur die Folge davon, daß die Blattbildung in diesen beiden Verwandtschaftskreisen der der Farne gegenüber überhaupt zurücktritt, sehr kleinblätterige

---

[1]) Vgl. z. B. Potonié, Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie; Zeiller, Éléments de paléo-botanique; D. H. Scott, Studies in fossil botany, London 1900, das letzgenannte Buch ist für den Botaniker zur Orientierung durch kurze und klare Darstellung besonders geeignet.

[2]) Ganz ähnlich verhalten sich auch die Isoëtesarten, auf welche hier dementsprechend weiter nicht eingegangen zu werden braucht.

[3]) Ohne Zweifel ist diese Bewegung der Sporophylle durch Austrocknung bedingt. An Waldrändern beginnt sie zuerst auf der nach außen gekehrten Seite der Blüten.

[4]) Bei manchen Lycopodien, z. B. L. cernuum, ist das Sporophyll ähnlich, wie es unten für Selaginella Preissiana zu beschreiben sein wird, hypopeltat.

[5]) Betreffs der Schleimbildung bei L. inundatum vgl. die von Glück a. a. O. gegebenen Abbildungen.

Farne würden wohl dieselbe Erscheinung an ihren Sporophyllen zeigen, wie Equisetinen und Lycopodinen.

Eine besondere Besprechung erfordern die Psilotaceen, Psilotum und Tmesipteris, weil hier die Sporophylle stärker von den sterilen Blättern abweichen, als bei den anderen Lycopodinen. Sie sind zweiteilig, das ganze Gebilde ist früher (auch von mir) als ein kleiner Zweig betrachtet worden, der zwei Blätter und ein (mehrfächeriges) Sporangium trägt, indes ist diese Anschauung, namentlich nach den Untersuchungen von Solms-Laubach[1]) und

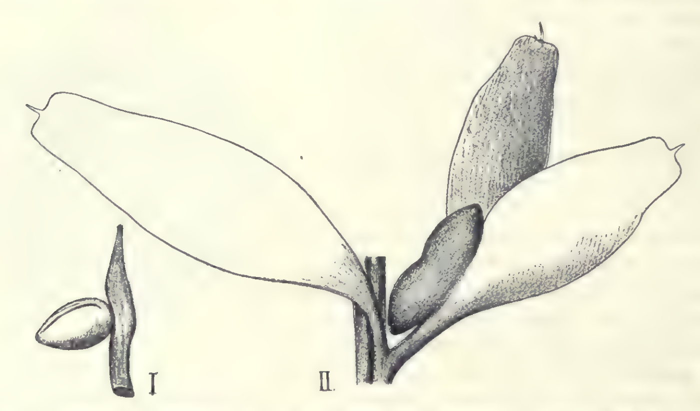


Fig. 459. Tmesipteris truncata. *I* ein einfaches Sporophyll mit einem Sporangium. *II* Sproßstück, an welchem ein steriles und ein fertiles Blatt sitzen. Bei ersterem tritt die Vertikalstellung der Spreite deutlich hervor, beide Figuren vergr.

Bower nicht mehr aufrecht zu erhalten. Es stimmt vielmehr mit der erstgenannten Ansicht auch die Thatsache überein, daß ich bei Tmesipteris mehrfach auch an einfachen, ungeteilten Laubblättern ein Sporangium fand (Fig. 459 *I*), das in diesem Falle einfach war, während es sonst in zwei, seltener drei Fächer abgeteilt ist; es war hier keine Spur eines etwa verkümmerten zweiten Sporophylllappens zu sehen. Die Querschnitte zeigen, daß in dem unteren einfachen Teile des Sporophylls ein einfaches Leitbündel verläuft, von dem aus eine Abzweigung gegen das Sporangium hin verläuft, man sieht Tracheiden sich bis in die Scheidewand des Sporangiums erstrecken.

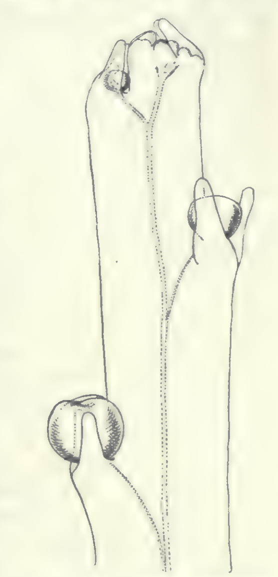
Fig. 460 zeigt das Ende eines Sprosses von Psilotum complanatum (Ps. flaccidum). Hier sind die Sprosse abgeflacht, mit kleinen, zweizeilig stehenden Blättern versehen. Ein Leitbündel tritt in die Blätter nicht ein, wohl aber zweigt sich ein Leitbündelast von der Sproßachse her gegen das Sporangium hin ab, ein Fall, der zeigt, daß man aus der Leitbündelverteilung nicht immer auf die morphologische Zugehörigkeit eines Organes schließen darf: das Sporangium ist blattbürtig, wird aber von der Sproßachse aus mit einem Leitbündelstrange versorgt, übrigens verkümmern die Sporangien nicht selten, und man findet dann scheinbar sterile, zweispaltige Blätter, zu denen ein Leitbündelstrang verläuft[2]).

---

[1]) H. Graf zu Solms-Laubach, Der Aufbau des Stockes von Psilotum triquetrum und dessen Entwicklung aus der Brutknospe, Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, Vol. IV, p. 139 ff. (1884).

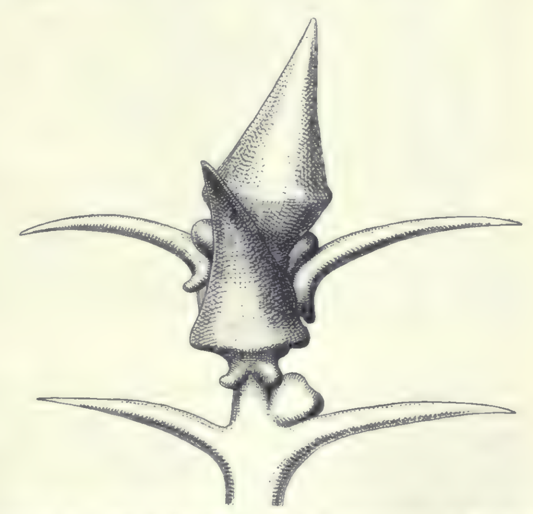
[2]) Derartige Fälle haben wohl die Angabe von Solms veranlaßt, daß den Blättern

Daß die Zweiteilung der Sporophylle bei den Psilotaceen ein „morphologischer“ Charakter ist, spricht sich schon darin aus, daß sie bei Pflanzen sich findet, die im Habitus so sehr abweichen, wie Tmesipteris und Psilotum. Aber andererseits wird nicht zu übersehen sein, daß die Zweiteilung zugleich „zweckmäßig“ ist. Bei Psilotum tritt deutlich hervor, daß das junge Sporangium in seiner Jugend durch die beiden Spitzen des Blattes rechts und links schützend umhüllt wird (Fig. 460), während die ungeteilte Blattbasis den Abschluß nach außen bildet. Weniger auffallend ist dieselbe Erscheinung bei Tmesipteris [1]). Den alten Sporangien von Psilotum dient die Sporophyllgabel, in der sie sitzen, außerdem auch mechanisch als Stütze. Auf den vielfach vorgenommenen Vergleich der Sporangiengruppe der Psilotaceen mit einem Ophioglosseensporophyll wird bei Besprechung der Sporangien zurückzukommen sein.


Fig. 460. Psilotum complanatum, Sproßende vergr., die Sporangien in den Achseln zweigeteilter Sporophylle.

Für den Vergleich mit den Blüten der Samenpflanzen ganz besonders wichtig sind, wie schon erwähnt, die Blüten von Selaginella.

Wenden wir uns zunächst zu den isophyllen Selaginellen. Lehrreich ist Selag. Preissiana (in Westaustralien gesammelt). Die Blätter stehen hier in gekreuzten Paaren. Fig. 461 giebt die Basis eines Sporangienstandes wieder. Das unterste, ein Mikrosporangium tragende Blatt ist den sterilen nach gleichgestaltet, die folgenden dagegen zeigen, daß das Blatt nach unten hin über die Anheftungsstelle herausgewachsen ist. Daß dieser Auswuchs eine Schutzvorrichtung ist für die Sporangien, ist ohne weiteres klar, es handelt sich dabei nicht um den Schutz des dem betreffenden Sporophyll angehörigen Sporangiums, sondern der tiefer stehenden; ganz Analoges sahen wir ja auch, wie bei Besprechung der Equisetum-Sporophylle erwähnt wurde, in der vegetativen Region


Fig. 461. Selaginella Preissiana, unteres Stück einer Blüte. Vergr.

ein wohl ausgebildetes Leitbündel zukomme. Thatsächlich waren die untersuchten Blätter stets ohne die Spur eines Bündels.

[1]) Deren Blätter man aus denen von Psilotum sich dadurch entstanden denken kann, daß eine basale Partie stark auswächst und die kleine — dem Psilotumblatte entsprechende — Spitze mit empornimmt.

auftreten; ebenso verhalten sich die Staubblätter mancher Coniferen und Angiospermen. Wir sehen zugleich, daß die durch das Auftreten der Sporangien gegebenen, zu einer von der vegetativen Blattform abweichenden Ausgestaltung der Sporophylle führenden formativen Reize offenbar nicht auf das einzelne Sporophyll (denn sonst müßte doch auch das unterste Sporophyll die Gestalt der anderen haben), sondern auf den Vegetationspunkt des Sporangienstandes einwirken, der sie dann auf die Sporophyllanlagen überträgt[1]).

Bei den anisophyllen Selaginellen werden betreffs der Blütenbildung zwei Gruppen unterschieden: Tetragonostachyae und Platystachyae. Erstere sind dadurch ausgezeichnet, daß sich bei ihnen die Anisophyllie der vegetativen Sprosse auf die Blütenbildung nicht fortsetzt: die Sporophylle sind im Gegensatz zu den vegetativen Blättern alle annähernd von gleicher Größe, und die Blattpaare kreuzen sich nicht, wie am vegetativen Sproß, schief, sondern (untersucht bei Sel. erythropus) annähernd rechtwinklig. Wenn wir bedenken, daß die vegetativen Sprosse der anisophyllen Selaginellen ihre Blattgestaltung, wie früher nachzuweisen versucht wurde (p. 91 f.), offenbar der Anpassung an bestimmte äußere Faktoren verdanken, so werden wir annehmen dürfen, daß die Gestaltung und Stellung der Sporophylle hier ein Verharren auf phylogenetisch primitiverer Stufe darstellt[2]). Wie dem auch sei, jedenfalls ist biologisch (resp. teleologisch) leicht verständlich, daß in den Blüten, wo alle Blätter dieselbe Funktion — wesentlich die, die Sporangien zu schützen — haben, auch die Gestaltung aller Blätter dieselbe ist; außerdem sind die Blüten hier vielfach (nicht bei allen Arten) orthotrop im Gegensatz zu den plagiotropen vegetativen Sprossen.

Es kommen aber auch dorsiventrale Blüten[3]) bei Selaginella vor, was schon des Vergleichs mit den dorsiventralen Blüten höherer Pflanzen wegen von Interesse ist. Und zwar giebt es zweierlei Formen derselben. Die eine setzt die Anisophyllie der vegetativen Sprosse fort, d. h. die auf der Oberseite der Blüte stehenden Sporophylle sind kleiner als die auf der Unterseite (resp. den Flanken befindlichen); so ist es, soweit bis jetzt bekannt, nur bei zwei offenbar sehr wenig verbreiteten Arten, Sel. pallidissima und Sel. ciliaris Spr.

Viel zahlreicher sind die Arten, deren Blüten ich als invers-dorsiventrale bezeichnet habe[4]). Hier erscheint die Dorsiventralität — dem vegetativen Sproß gegenüber — umgekehrt, die Sporophylle sind auf beiden Seiten der Blüte auch von ungleicher Größe, aber die größeren stehen auf der Oberseite, sie bilden die Fortsetzung der kleineren Blätter der vegetativen Sprosse.

---

[1]) Mit anderen Worten: die Umbildung des vegetativen Sprosses zur Blüte geht allmählich vor sich und spricht sich erst deutlich aus, wenn der — uns nicht näher bekannte — formative Reiz eine bestimmte Intensität erreicht hat. Damit dürfte auch die Erscheinung im Zusammenhang stehen (die unten noch zu erwähnen sein wird), daß die untersten Sporangien in den Blüten mancher Selaginellen und Lycopodien nicht zu vollständiger Entwicklung gelangen.

[2]) Es sei noch hervorgehoben, daß einzelne isophylle Selaginellen, wie S. Preissiana, auch an den vegetativen Sprossen rechtwinklig gekreuzte Blattpaare zeigen, und daß bei der isophyllen Selag. rupestris die Blüten gleichfalls dekussierte Sporophylle zeigen; die Laubblätter haben spiralige Stellung.

[3]) Vgl. Goebel, Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei Selaginella, Flora, 88. Bd., 1901, p. 208 ff. Daselbst ist auch die ältere Litteratur angeführt.

[4]) Der früher angewandte Ausdruck „resupinate“ Blüten erweckt eine irrige Vorstellung, da es sich nicht um eine Drehung der Blütenachse handelt.

Als Beispiel sei angeführt Sel. chrysocaulos (Fig. 462). Die größeren, auf der Oberseite stehenden Sporophylle bilden ein schützendes Dach über die ganze Blüte und dies, sowie die durch die Blattgestalt ermöglichte größere Assimilationsthätigkeit dieser Blätter, ist, teleologisch gesprochen, offenbar die „raison d'être" dafür, daß die Sporophylle der Oberseite sich anders verhalten, als die Laubblätter der Oberseite. Außerdem aber haben sie einen flügelförmigen Anhang, das ganze Sporophyll erinnert an das Blatt von Fissidens (Fig. 462 *III*, Fig. 463 *F*), und zwar zeigt sich, daß auch die Entwicklung des Blattes eine ähnliche ist wie dort, d. h. daß der Flügel als Wucherung der Rückenseite entsteht; er besonders ist es, welcher ein schützendes Dach für die Sporangien mit der Unterseite bildet. (Betreffs der anatomischen Differenzen im Bau der Ober- und Unterseite der Blüten vgl. a. a. O.)

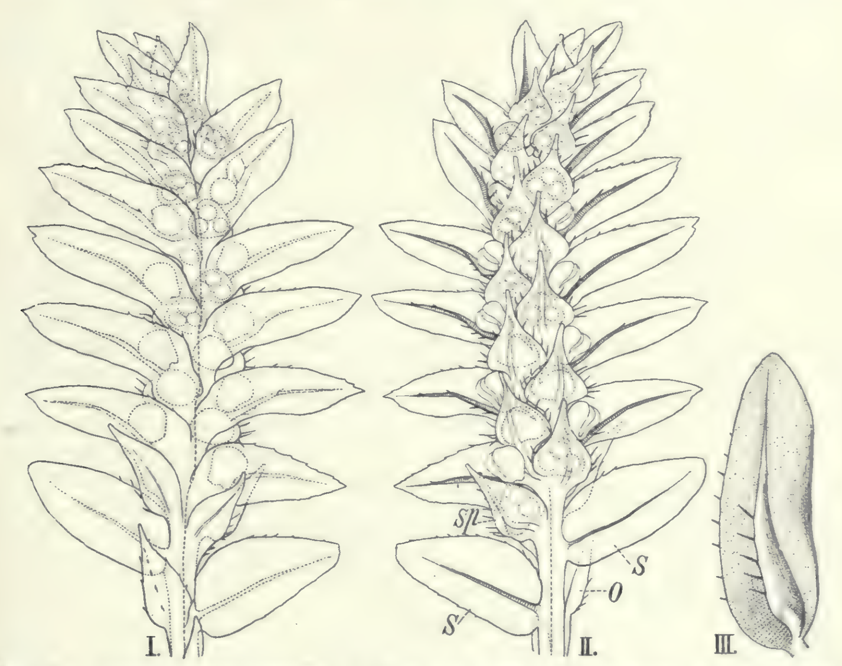


Fig. 462. Selaginella chrysocaulos. *I* Blüte von oben, *II* von unten, schwach vergr. *S* vegetative Seitenblätter (den kleineren Sporophyllen entsprechend), *O* Oberblatt (den größeren Sporophyllen entsprechend). *III* Größeres Sporophyll, stärker vergr.

Die invers-dorsiventralen Blüten erscheinen sonach zweckmäßiger ausgestattet als die nicht inversen, was mit die Seltenheit des Vorkommens der letzteren erklären mag; zugleich liefern sie einen merkwürdigen Beweis dafür, daß bei der Blütenbildung eine Umänderung des ganzen Sprosses vor sich geht. Denn wenn die Blüte vegetativ weiterwächst (was ich bei Sel. Belangeri, bei in Java wild wachsenden Pflanzen, beobachtete, bei Sel. suberosa künstlich herbeiführte), so nimmt der vegetative Sproß seine ursprüngliche Dorsiventralität wieder an, die „Umkehrung" derselben war nur durch die Blütenbildung veranlaßt; experimentell ist eine solche Umkehrung bei sterilen Selaginellasprossen bis jetzt nicht gelungen, sie würde wohl möglich sein, wenn

wir imstande wären, die Sprosse so „umzustimmen“, wie es bei der Bildung der invers-dorsiventralen Blüten durch innere Vorgänge geschieht.

Was die Verteilung der beiden Sporangienformen in den Blüten der Selaginellen anbelangt, so ist sie ursprünglich offenbar überall eine zwitterige; die Zahl der Makrosporangien schwankt bei den verschiedenen Arten. Bei manchen ist nur eines oder einige an der Basis der Blüten vorhanden, bei anderen finden sie sich mit den Mikrosporangien gemischt (S. rupestris, chrysocaulos), und nur bei wenigen Arten kommen — soweit bis jetzt bekannt ist — gelegentlich rein männliche (Sel. Martensii) oder weibliche Blüten vor (z. B. Sel. pectinata), aber auch hier nicht ausschließlich. — Übrigens wird eine Befruchtung der Makrosporen durch die Mikrosporen derselben Blüte auch bei den Zwitterblüten der Selaginellen nur selten eintreten. Denn die Makrosporangien eilen 1) in ihrer Entwicklung den Mikrosporangien voraus, die Makrosporen sind meist weggeschleudert, wenn die Mikrosporangien noch nicht geöffnet sind; 2) findet nach meinen Beobachtungen das Wegschleudern der Makrosporen auf eine weitere Entfernung als die der Mikrosporen statt; 3) zeigte sich bei den wenigen daraufhin untersuchten Arten, daß bei g l e i c h z e i t i g e r Aussaat von Mikro- und Makrosporen keine Embryobildung eintritt, weil die Mikrosporen ihre Spermatozoen entleeren, ehe die Archegonien der Makroprothallien fertig sind. Also auch darin erinnern die Selaginellablüten an die vieler höheren Pflanzen, daß sie nur morphologisch, nicht aber physiologisch als Zwitterbildungen zu betrachten sind.

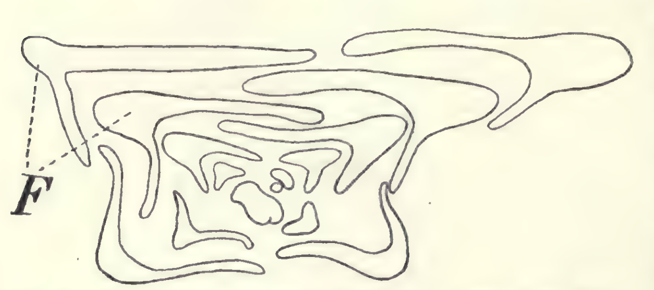


Fig. 463. Selaginella suberosa, Querschnitt durch eine Blüte nahe dem Vegetationspunkte. *F* Flügel.

Suchen wir die Selaginellablüten in eine Reihe einzuordnen, so erscheinen uns als die primitivsten die radiären, die bei vielen Arten auch da noch auftreten, wo die vegetativen Sprosse durch Anpassung dorsiventral geworden sind. Bei einer Anzahl Arten hat die dorsiventrale Ausbildung auch auf die Blüten sich erstreckt. Der Versuch, hier die gewöhnliche vegetative Dorsiventralität fortzusetzen, ist als wenig zweckmäßig bald aufgegeben worden und hat sich nur bei zwei Arten erhalten, die große Mehrzahl hat invers-dorsiventrale Blüten gebildet.

Betrachten wir schließlich noch die Blüten der Lycopodinen in ihrem Verhältnis zu dem vegetativen Sproßsystem, so zeigt sich im allgemeinen, daß die Blüten hauptsächlich dann Sprosse begrenzten Wachstums sind, wenn die Sporophylle von den Laubblättern bedeutend abweichen, während die Sporophylle da, wo keine begrenzten Sporangienstände vorkommen, mit denselben übereinstimmen (z. B. L. Selago und Verwandte). Indes ist dieser Satz kein allgemein zutreffender. Ferner seien einige allgemeinere biologische Beziehungen hervorgehoben.

1) Wo die vegetativen Sprosse dorsiventral sind, sehen wir die Blüten (abgesehen von den „platystachyen“ Selaginellen) radiär ausgebildet (z. B. Lycopodium complanatum und andere ähnliche Arten); es ist wahrscheinlich, wie bei den Selaginellen kurz ausgeführt wurde, daß die Blüten hier die ursprüngliche Anordnung und Gestaltung der Blätter beibehalten haben, während die Gestaltung der vegetativen Sprosse auf nachträglicher Anpassung beruht (vgl. p. 88 f.).

2) Mit der radiären Ausbildung der Blüten ist orthotrope Stellung noch nicht notwendig verbunden. Diese tritt vielmehr nur da hervor, wo die vegetativen Sprosse mehr dem Boden angeschmiegt wachsen und es also für die Sporenausstreuung erforderlich ist, die Blüten über das Substrat emporzuheben. In diesen Fällen (Lycop. inundatum, clavatum, carolinianum, Sel. denticulata, helvetica u. a.) sehen wir dann unter den Blüten ein Stück der Sproßachse mehr oder minder stark verlängert gleichfalls orthotrop und nicht selten mit reduzierten Blättern besetzt. Es sei als Podium bezeichnet. Demgemäß fehlt das Podium überall da, wo

a) die Blüten an genügend langen radiären (seien es aufrechte oder hängende) Sproßachsen stehen (Beispiel Lyc. Selago, annotinum, wo die Sporangien am Ende orthotroper, aufrechter, L. Phlegmaria, linifolium, wo sie an hängenden Sproßachsen stehen);

b) wo die plagiotragen Sproßachsen an und für sich schon über das Substrat emporsteigen. (Man vergleiche z. B. Selaginella Martensii mit radiären, aber nicht orthotropen und nicht mit einem Podium versehenen Blüten mit Sel. denticulata [Fig. 303 *A*], helvetica u. a., bei denen die Blüten orthotrop und mit einem Podium versehen sind.) Man wird — wie überall bei derartigen Regeln — zwar auch Beispiele finden können, die mit dem allgemeinen Satze nicht stimmen, weil bei ihnen andere Beziehungen eine abweichende Ausbildung bedingen, aber im großen und ganzen sind die hervorgehobenen Verhältnisse doch, soweit ich sehen kann, zutreffend.

Bei Selaginella wurde darauf hingewiesen, daß die Sporophylle in Gestalt und Anordnung vielfach noch Verhältnisse aufweisen, die denen der Laubblätter — welche durch „Anpassung“ verändert sind — gegenüber als primitivere erscheinen. Es steht nichts der Annahme gegenüber, daß die Blätter der Pteridophyten ursprünglich alle Sporophylle gewesen seien, die aber zugleich assimilierten [1]), daß dann eine Arbeitsteilung eintrat, indem die einen steril wurden, die anderen Sporophylle blieben und nun vielfach in ihrer Ausbildung von der der Laubblätter mehr oder minder abwichen. Dafür könnte man auch anführen, daß man dort, wo Laubblätter und Sporophylle abwechselnd gebildet werden, wie z. B. bei Lycopodium Selago und anderen Arten und Isoetes, vielfach an der Grenze zwischen beiden Sporophylle mit abortierten Sporangien antrifft [2]). Indes wissen wir, daß ein solches Verkümmern der Sporangien auch sonst eintritt, wenn die Sporangienbildung beginnt, aber nicht sogleich kräftig genug einsetzt. So bei Onoclea Struthiopteris, deren Sporophylle oben (p. 656) erwähnt wurden. Die Keimpflanze bringt zunächst uur Laubblätter hervor, dann Übergangsbildungen zwischen Laubblättern und Sporophyllen, von denen die Sporangien häufig zum großen Teil und auf verschiedenen Entwicklungsstadien ver-

---

[1]) Man könnte sie mit POTONIÉ als „Tropho-Sporophylle“ bezeichnen.

[2]) Vgl. auch BOWER, a. a. O. Auch an den Enden der Blüten von Selaginella u. a. findet man verkümmerte Sporangien.

kümmert sind. Später, wenn die Pflanze erstarkt ist, findet ein solches Schwanken normal nicht mehr statt, es läßt sich aber, wie wir sahen, künstlich hervorrufen, wenn die Sporophylle zur Vergrünung veranlaßt werden. Auch sonst stehen ja Vegetations- und Fortpflanzungsorgane in einem gewissen Gegensatz, d. h. ihre Bildung ist von verschiedenen äußeren und inneren Bedingungen abhängig. Jedenfalls werden wir die Verkümmerung der Sporangien am oberen Ende der Blüten mancher Lycopodinen (und ebenso auch bei Equisetum) auf andere Ursachen zurückzuführen haben, als die an der Basis. Denn im ersteren Falle handelt es sich um ein allmähliches Ausklingen der Blütenentwicklung überhaupt, nicht nur die Sporangien-, auch die Sporophyllentwicklung wird gehemmt, im letzteren um einen Uebergang des vegetativen Sprosses in eine Blüte.

§ 2. Blütenbildung der Gymnospermen.

A. Cycadeen. Hier zeigen nicht nur die Blüten noch besonders einfache Gestaltungsverhältnisse, auch die Gestaltung der Sporophylle läßt noch besonders deutlich erkennen, einerseits in welchem Verhältnis sie zu den Laubblättern stehen, andererseits wie Gestalt und Funktion zusammenhängen.

Was zunächst die Gesamtgestaltung der Blüten anbelangt, so haben sie die Gestalt von oft riesige Dimensionen erreichenden Kolben, mit Ausnahme der weiblichen Blüten von Cycas, wo es, wie oben erwähnt, zur Bildung scharf abgegrenzter Blüten gar nicht kommt, sondern die Fruchtblätter an derselben Sproßachse auftreten, die nachher wieder Laub- und Niederblätter bildet, dem Verhalten des früher erwähnten Farnkrautes Onoclea Struthiopteris vergleichbar. Damit steht, wie gezeigt werden soll, auch die Sporophyllgestaltung im innigsten Zusammenhang.

Bei den Zapfenblüten ist bemerkenswert, daß die obersten und untersten Sporophylle vielfach steril sind. Sie sind aber nicht nutzlos, sondern dienen im Knospenstadium der Blüte zum Abschluß nach oben und nach unten, letzteres in ganz ähnlicher Weise, wie dies für die Equisetumblüten oben hervorgehoben wurde. Daß gerade die mittleren Teile eines Organes begrenzten Wachstums am besten ernährt werden, ist übrigens eine verbreitete Erscheinung — auch bei den Blättern mancher Cycadeen sind die untersten Fiedern verkümmert, die mittleren am meisten gefördert. Alle Übergänge von sterilen zu fertilen Sporophyllen fand ich z. B. an den männlichen Blüten von Ceratozamia.

Es sei zunächst die Gestaltung der Sporophylle kurz geschildert, um daran die Erörterung einiger allgemeiner Fragen anzuknüpfen.

I. Makrosporophylle. Hier ergiebt sich eine ziemlich lückenlose Reihe. Am Anfang derselben stehen diejenigen, welche in ihrer Gestalt den gefiederten Laubblättern noch am nächsten stehen, am Ende die, welche am weitesten von den letzteren abweichen. Die Stellung der Makrosporangien (Samenanlagen) ist überall randständig. Die Fruchtblätter von Cycas revoluta sind zwar kleiner als die Laubblätter, zeigen aber an ihrem Ende noch ziemlich lange Fiederrudimente und gleichen auch sonst, namentlich dadurch, daß sie sehr flach und langgestreckt sind, den Laubblättern. Schon bei C. circinalis sind die Fiedern nur als Zähne noch angedeutet. Ob die Samenanlagen, die hier noch in größerer als der sonst herrschenden Zweizahl auftreten, je an Stelle eines Fieder-

blättchens stehen, wird sich nur durch Verfolgung der (bisher unbekannten) Entwicklungsgeschichte ermitteln lassen. Den Wall, der die Samenanlagen an ihrer Basis außen umgiebt, betrachte ich aber aus unten anzuführenden Gründen nicht als ein „rudimentäres Fiederblättchen" (wie dies teilweise geschehen ist), sondern als eine nachträglich entstandene Wucherung. Schon innerhalb der Gattung Cycas wird übrigens bei C. Normanbyana die Zahl der Makrosporangien auf zwei reduziert.



Fig. 464. Makrosporophyll, Fruchtblatt von Cycas revoluta, verkl. nach SACHS (Lehrb., wo irrig EICHLER als Quelle angegeben ist).

So interessant nun die von den übrigen Cycadeen abweichende laubblattähnliche Gestaltung der Cycassporophylle ist, so wenig werden wir bei rein äußerlichen Erwägungen stehen bleiben dürfen, vielmehr ist die Frage zu erörtern, ob sich für diese Abweichung anderweitige Beziehungen anführen lassen. Dies ist nun, wie mir scheint, in der That der Fall, und zwar sind es folgende.

1) Die Sporophylle stehen nicht wie bei den Zapfenblüten an einer verhältnismäßig (d. h. im Vergleich mit der vegetativen) dünnen Sproßachse, sondern an der dicken vegetativen Achse. Sie bilden einen viel massigeren Schopf, durch ihre bedeutendere Längenentwicklung sind sie imstande, die Samenanlagen in der Jugend durch Deckung zu schützen — es ist damit auch klar, warum im oberen Teil der Sporophylle keine Samenanlagen stehen, dieser obere Teil bildet den Abschluß der mächtigen Blütenknospe nach oben.

2) Die Samen erreichen bei der Gattung Cycas die bedeutendste Größe. Sie in der Weise zu schützen, wie es bei andern Cycadeen durch die Gestaltveränderung des schuppenförmigen Sprorophylls geschieht, würde bei der Art, wie die Makrosporophylle angeordnet sind, kaum möglich sein. Bei den andern Cycadeen erfahren die Makrosporophylle nämlich im Laufe der Entwicklung eine, wie gezeigt werden soll, der Vergrößerung der Samenanlagen entsprechende Gestaltveränderung.

An Cycas schließt sich auch in der äußeren Gestalt der Blüten Dioon am nächsten an: die Fruchtblätter sind noch flach, und zeigen noch (Fig. 465 *L*) eine Spreitenanlage, sowie an der Basis je eine (zuweilen wohl auch zwei) rudimentär gebliebene Fiedern.

Bei den übrigen Gattungen ist die Spreite der Makrosporophylle sehr reduziert. Bei Ceratozamia sind aber noch zwei Fiederrudimente vorhanden[1]. Als solche betrachte ich die beiden „Hörner" der Sporophylle. Diese sind ursprünglich weich und liegen bei der jungen Blüte der Außenfläche der Sporophylle an, später stehen sie ab und gestalten sich zu harten, stechenden Gebilden, welche wohl als mechanischer Schutz der Blüte in Betracht kommen.

Die Sporophylle selbst sind ursprünglich flach (Fig. 466 *I*) und zeigen kaum die Andeutung eines Stieles. Später, wenn die Makrosporangien größer werden, treten Veränderungen ein, welche gestatten, daß die Sporophylle trotzdem ein schützendes Dach bilden. Zunächst

[1]) Gelegentlich treten auch mehr als zwei auf.

erhalten sie einen Stiel (Fig. 465 *II*), außerdem tritt auf der Oberseite und Unterseite eine Verdickung auf (*E* Fig. 466 *II*), welche die Gestalt der Sporophylle der Schildform nähert, wir sehen also einen Vorgang, der bei Equisetum u. a. vor der Bildung der Sporangien stattfindet, hier in einem viel späteren Zeitpunkt eintreten. Fig. 466 *III* zeigt, wie die schildförmige Ausbreitung der Sporophylle einen Panzer nach außen bildet, die Dornen scheinen auf die Außenfläche des Schildes gerückt und sind wohl auch deshalb — meines Wissens — bisher nicht als rudimentäre Fiedern betrachtet werden. Ob resp. wie die Gestaltung der Sporophylle zur Bestäubung in Beziehung steht, ist nicht bekannt; die Frage, wann normal die Bestäubung stattfindet, ist nur im Vaterlande der Pflanzen sicher zu lösen, bis jetzt ist über die Bestäubungsverhältnisse nichts bekannt. Beobachtungen von KRAUS[1]) deuten darauf hin, daß die Cycadeen wenigstens nicht alle — wie gewöhnlich angenommen wird — windblütig sind.

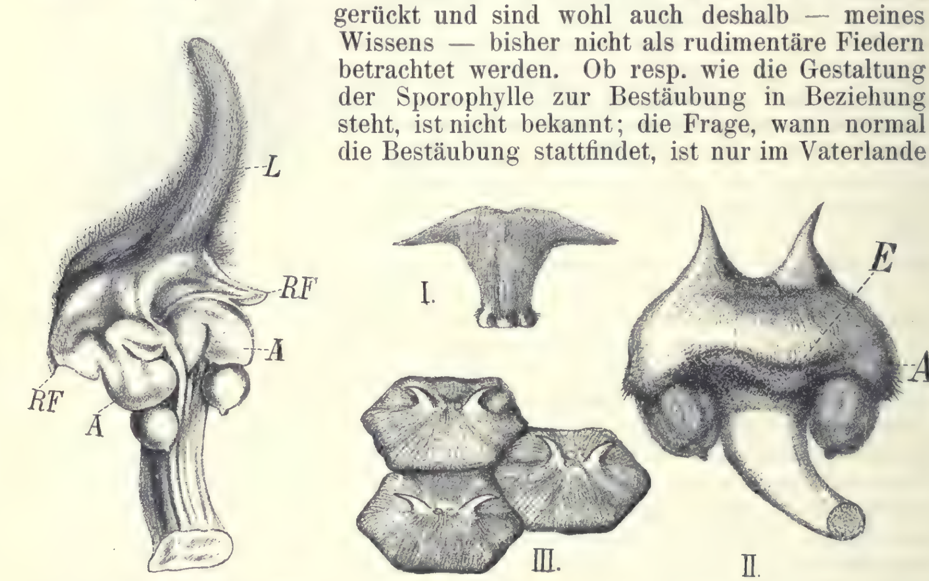


Fig. 465. Dioon edule, Makrosporophyll (verkl.). *L* Lamina, *RF* reduzierte Fieder, *A* Anschwellung des Sporophylls unterhalb der Samenanlagen, die Mikropyle der letzteren ist in der Figur nach unten gekehrt.

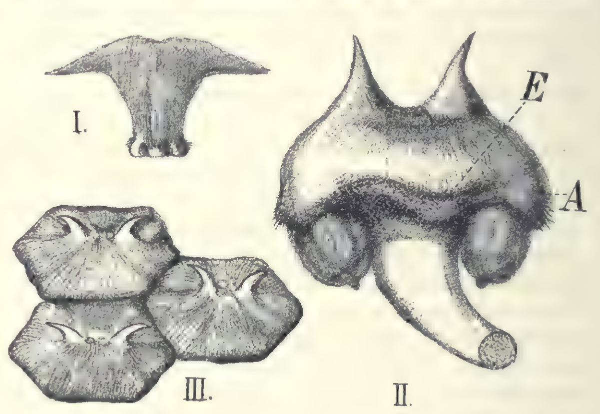


Fig. 466. Ceratozamia robusta. *I* Junges, noch flaches Sporophyll, rechts und links von dem noch sehr kurzen Stiele je ein Makrosporangium (Samenanlage). *II* Älteres Sporophyll, das schon schildförmig wird durch die oben und unten auftretende Wucherung *E*, *A* Anschwellung unter der Samenanlage. *III* Außenansicht dreier Sporophylle.

Die übrigen Arten haben Makrosporophylle, welche sich von denen von Ceratozamia wesentlich nur dadurch unterscheiden, daß auch die letzten Spuren rudimentärer Fiedern wegfallen. Bei Stangeria paradoxa fand LANG[2]) die Makrosporangien auf der Unterseite des Sporophylls, was insofern von Interesse ist, als hier offenbar im Verlauf der Entwicklung eine Verschiebung eingetreten ist (ähnlich wie bei Schizaea und anderen Farnen), die bei den Mikrosporangien nicht mehr direkt wahrnehmbar ist.

II. Mikrosporophylle. Diese sind einförmiger gestaltet, als die Makrosporophylle, überall stellen sie breite (bei Zamia z. B. sich der Schildform nähernde) Schuppen dar, die bei Ceratozamia noch rudimentäre Fiedern aufweisen (wie bei den Makrosporophyllen). Die Mikro-

---

[1]) G. KRAUS, Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, Vol. XIII, p. 273.

[2]) Annals of botany, Vol. XIV, p. 282.

sporangien stehen auf der Unterseite, bei manchen deutlich in Sori angeordnet (Fig. 467).

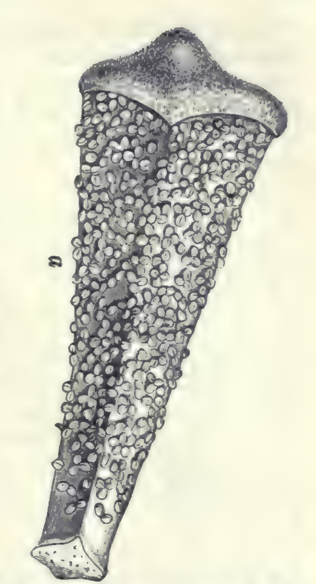


Fig. 467. Cycas circinalis, Staubblatt von unten nach RICHARD (Lehrb., wo irrig EICHLER als Quelle angegeben ist).

Die Verschiedenheit in der Gestaltung von Mikro- und Makrosporophyllen tritt also namentlich auch hervor in der Zahl und Stellung der Sporangien, es ist klar, daß auf der Unterseite der Mikrosporophylle mehr Sporangien Raum finden, als auf den Rändern. Man könnte also — auf Grund der Anschauung, daß Makro- und Mikrosporophylle ursprünglich gleich gestaltet gewesen sein müßten — als Ausgangspunkt konstruieren Sporophylle mit randständigen Sporangien. Bei den Makrosporangien Reduktion derselben auf meist zwei, bei den Mikrosporangien Vermehrung der Zahl und „Hinabrücken" auf die Unterseite. Ob z. B. die (mir nicht aus eigener Anschauung bekannte) Staubblattbildung von Zamia Skinneri, deren „Pollensäcke" fast ganz nach den Rändern geschoben [1]) sind, als Stütze für diese Vermutung betrachtet werden kann, bleibe dahingestellt. Übrigens wiederholt sich dieselbe Verschiedenheit in anderen Verwandtschaftskreisen.

B) Ginkgoaceen und Coniferen.

1) Männliche Blüten. Hier liegen die Verhältnisse sehr einfach und klar. Es wurde oben schon erwähnt, daß die männlichen Blüten den Sporangienständen mancher Pteridophyten habituell sehr gleichen; wie diese bestehen sie aus Sporophyllen und Blütenachse; die Schuppen, welche die männlichen Blüten im Knospenzustand umhüllen, sind wohl als Knospenschuppen (analog denen der vegetativen Knospen), nicht als steril gewordene Sporophylle aufzufassen.

Die Gestalt der Staubblätter steht im engsten Zusammenhang mit dem Schutz der Mikrosporangien in der Knospe, auch hier treffen wir zwei Hauptgestaltungsverhältnisse der Sporophylle, ähnlich wie bei den Makrosporophyllen der Cycadeen: solche mit einer mehr oder minder entwickelten flachen schuppenförmigen Spreite und schildförmige — beide durch mancherlei Übergänge miteinander verbunden. Wo die Staubblätter schuppenförmig sind, sehen wir den oberen Teil in der Knospe über den sporangientragenden unteren Teil der höheren Sporophylle gelagert. Die gleichfalls noch schuppenförmigen Mikrosporophylle vieler Cupressineen u. a. zeigen auf ihrer Unterseite einen Auswuchs, welchen ich früher als einem Indusium analog bezeichnet habe, weil er zum Schutz der Mikrosporangien dient. Dadurch sind diese Staubblätter schildformig (hypopeltat) geworden. Geschieht dies in einem noch früheren Zustand, so wird das Blatt von vornherein schildförmig. So ist es bei

[1]) A. BRAUN, Die Frage nach der Gymnospermie und die Cycadeen, Monatsber. der Berl. Akademie, 1875, p. 375; p. 351 wird angegeben, daß an den Staubblättern häufig nur zwei Mikrosporangien vorhanden seien, dem Rande der Staubblätter so genähert, daß sie fast genau dieselbe Stellung haben, wie die Makrosporangien an den Makrosporophyllen.

Taxus, dessen Mikrosporophylle den Sporophyllen von Equisetum sehr gleichen, auch darin, daß sie die Sporangien in radiärer Verteilung tragen. Die Bedeutung der Mikrosporophyllgestaltung für den Schutz der Sporangien tritt auch da hervor, wo das Sporophyll im fertigen Zustand sehr reduziert erscheint wie bei Ginkgo (Fig. 470 *a*, *b*), und Phyllocladus. Fig. 468 zeigt, daß die Lamina (*L*) der Sporophylle auch hier im Knospenzustand einen Abschluß nach außen bildet, sie enthält mehrere Sekretbehälter (*H*), auch ist das Sporophyllgewebe in seinem oberen Teile reich an Calciumoxalat, offenbar dient es also auch zur Ablagerung von Stoffwechselnebenprodukten, welche bei der Sporangienbildung entstehen. Daß die Mikrosporangien von Ginkgo später (bei der Entfaltung) weniger Schutz bedürfen, mag damit zusammenhängen, daß sie mit einer aus verhältnismäßig zahlreichen Zellschichtengruppen aufgebauten Wandung versehen sind. Wir werden übrigens sehen, daß auch bei den weiblichen Ginkgoblüten die Sporophylle sehr reduziert sind. Die Stellung der Pollensäcke an den Mikrosporophyllen ist nicht überall dieselbe. Bei Ginkgo, Phyllocladus und den Abietinien sind normal zwei Sporangien vorhanden, die man als randständig bezeichnen kann. Schon bei Ginkgo ist die Zahl zuweilen eine größere, die überzähligen stehen dann auf der Unterseite, und so ist es auch normal bei den Araucarien, Cupressineen u. a., auf die radiäre Verteilung bei Taxus wurde schon oben hingewiesen. Übrigens ist die Ausbildung der Sporophylle für manche Coniferen eine wechselnde innerhalb ein und derselben Blüte. Dafür sei als Beispiel Juniperus communis angeführt, dessen Blütenstaubblätter höchst interessante — bisher, wie es scheint, ganz übersehene[1]) — Variationen aufweisen. Die „typische“ Form derselben ist bekannt genug; das Staubblatt ist mit einer schuppenförmigen Spreite versehen, es trägt auf seiner Unterseite 3—4 Pollensäcke, die Spreite des Mikrosporophylls hat die oben angegebene Funktion. Im oberen Teil der Blüte sehen wir nun zwei Erscheinungen eintreten: 1) es wird die Sporophyllspreite reduziert; 2) es verringert sich die Zahl der Pollensäcke. Erstere Erscheinung ist biologisch leicht verständlich: im oberen Teil der Blütenknospe ist das zu schützende Areal viel kleiner, als weiter unten, es wird hier der Schutz außerdem von den Spreiten der tiefer stehenden Staubblattanlagen mitübernommen.

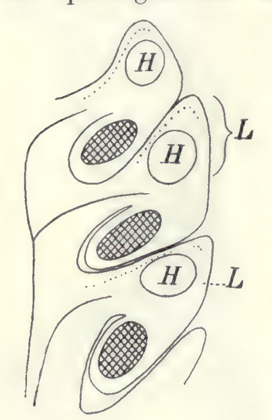


Fig. 468. Teil eines Längsschnittes durch eine männliche Blüte von Ginkgo biloba. Drei Staubblätter sind getroffen; das sporogene Zellgewebe ist schraffiert. *L* Lamina, *H* Harzräume; durch Punktierung sind die Oxalatdrusen angedeutet.

---

[1]) CELAKOVSKY z. B. hebt ausdrücklich hervor, daß alle Staubblätter der Coniferen über den Pollenfächern noch einen vegetativen Endteil — besitzen, der den Staubblättern, der Gnetaceen abgeht (Nachtrag zu meiner Schrift über die Gymnospermen, ENGLER's Bot. Jahrb., 24. Bd., 2. Heft, 1897. Ebenso erklärt derselbe Autor in seiner Schrift, „Die Gymnospermen“ p. 115 zwischen den Antheren der Coniferen und Gnetaceen bestehe eine bedeutende morphologische Verschiedenheit „denn die Antheren der Coniferen tragen ihre Pollensäckchen nicht terminal, sondern sublateral, und es ist immer ein vegetativer terminaler Teil über ihnen entwickelt, die Crista oder das Schildchen welche zwar auch stark verkümmern kann, wie bei Ginkgo und noch mehr bei Torreya, ohne daß damit die ...... Pollensäckchen jemals terminal würden“. Ich glaube oben nachgewiesen zu haben, daß das letztere bei Juniperus oft eintritt.

Die Ursache der Erscheinung ist, daß die Vorgänge, welche schließlich zur Einstellung des Wachstums der ganzen Blüte führen, nicht auf einmal, sondern allmählich eintreten, es handelt sich um eine Entwicklungshemmung. Fig. 469 *I* zeigt eine der Entfaltung ganz nahe (mit fertigen Pollensäcken versehene) Blüte von oben. Die Sporophylle stehen in dreigliedrigen Wirteln. Der zweite von oben (st_2) zeigt Sporophylle mit je nur zwei Pollensäcken, die deutlich seitlich am Staubblatt stehen, also denen von Abies, Pinus u. s. w. gleichen, die Lamina *l* ist sehr reduziert. In dem Maße wie sie breiter wird, tritt ein drittes oder viertes Sporangium hinzu. Wir sehen also den oben für die Cycadeen-Staubblätter hypothetisch angenommenen Vorgang hier innerhalb ein und derselben Blüte auftreten. Es ergiebt sich ferner, daß zwischen der Staubblattgestaltung der Cupressineen und Abietineen viel weniger Verschiedenheit besteht, als man zunächst annehmen würde. Die beiden Sporangien eines solchen Staubblattes findet man (offenbar im Zusammenhang mit der Reduktion der Spreite) zuweilen miteinander vereinigt.

Weiter nach oben nun finden sich statt der Sporophylle am Ende der Blütenachse einzelne Sporangien (st_1 Fig. 469). Kein Zweifel, daß sie aus einer Reduktion des Sporophylls hervorgegangen sind (wie schon die Uebergangsformen zeigen), aber diese Reduktion ist oft eine so gründliche, daß im wesentlichen

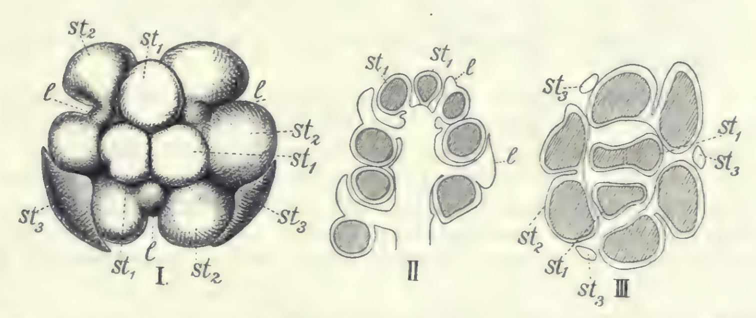


Fig. 469. Juniperus communis. *I* Oberansicht der Spitze einer männlichen Blüte. Der oberste Staubblattwirtel (st_1) ersetzt durch drei Sporangien. Der zweite Staubblattwirtel (st_2) zeigt an den Staubblättern je zwei Pollensäcke und die Andeutung einer Lamina (*l*), vom dritten Staubblattwirtel sind nur die Spitzen der Lamina zweier Staubblätter (st_3) gezeichnet. Sie haben je drei (nicht sichtbare) Pollensäcke. *II* Längsschnitt, *III* Querschnitt durch eine ähnliche männliche Blüte.

nur ein Sporangium übrig bleibt. Die Entwicklungsgeschichte würde ohne Zweifel zeigen, daß das Sporophyll hier nicht ganz geschwunden ist, ihm gehört offenbar an der untere, stielartige Teil des Sporangiums, welchen man ohne Kenntnis der Uebergangsformen wohl nur als Sporangienstiel betrachten würde. Ein solcher findet sich aber an den auf der Unterseite der Staubblätter sitzenden Mikrosporangien nicht. Der Nachweis der hier ohne alles Hypothesenwerk zu verfolgenden Thatsache, daß ein Sporophyll im wesentlichen auf ein Sporangium reduziert sein kann, scheint mir von erheblichem Interesse. Denn dadurch gewinnt auch für die unten zu besprechenden Makrosporophylle die Annahme einer weitgehenden Reduktion eine aus der Beobachtung, nicht aus der bloßen Vergleichung geschöpfte Grundlage, die freilich nur zu

einem Analogieschluß reicht. Diejenigen, welche die Sporophylle aus einem teilweisen Sterilwerden der Sporangien hervorgehen lassen (davon später), werden Juniperus — wenn sie die Schrift nicht von unten nach oben, sondern umgekehrt lesen, als Beispiel für das Zustandekommen des von ihnen angenommenen Vorganges benutzen können. Darauf wird bei Besprechung der Sporangienbildung noch kurz einzugehen sein, indes ist schon hier darauf hinzuweisen, daß man bei allen solchen Vergleichen auf schwankenden Grund gerät. Dies zeigt z. B. die Thatsache, daß bei Juniperus zwei der letzten Sporangien gelegentlich mit einander sich vereinigen. In Fig. 469 *III* ist ein Querschnitt durch die Spitze einer männlichen Blüte abgebildet, der nur zwei Sporangien von ungleicher Größe am Ende einer Blüte zeigte. Am Grunde des größeren fand sich aber, wie die Verfolgung der Schnittserien ergab, eine rudimentäre, ganz kurz bleibende Scheidewand, welche zeigt, daß hier eigentlich zwei miteinander verschmolzene Sporangien vorliegen (die Scheidewand ist durch Punktierung angedeutet). Man kann also mit einiger Phantasie die drei Sporangien aus Spaltung eines einzigen und schließlich die ganze Blüte aus einem Sporangium durch „fortschreitende Sterilisierung", „Amplifikation" etc. ableiten. Hier wie in anderen Fällen dürfte also die nächstliegende Aufgabe nicht die phylogenetische Verwertung der geschilderten Erscheinung, sondern die Feststellung der Bedingungen, unter denen sie auftritt, sein.

II. Weibliche Blüten[1]). Eine eingehende Schilderung der Gestaltungsverhältnisse der weiblichen Blüten ist mehr Aufgabe der Systematik. Für die organographische Betrachtung genügt die Hervorhebung einiger Thatsachen.

Die weiblichen Blüten sind in diesen Gruppen viel mannigfacher gestaltet, als die männlichen, so sehr, daß die Frage, was man hier als Fruchtblatt, was als Blüte oder Inflorescenz zu betrachten habe, vielfach strittig war. Wir gehen aus von den zapfenartigen Blüten, wie sie bei vielen Coniferen sich finden und nennen, der Habitusähnlichkeit mit den weiblichen Cycadeenblüten halber, die an der Zapfenachse sitzenden Blätter Sporophylle (Fruchtblätter). Die Samenanlagen stehen in ihrer Achsel, zuweilen, wie bei den Abietineen, auf einer besonderen Schuppe der Samen- (oder Frucht-)Schuppe.

Zunächst sei hervorgehoben, daß wir die Fruchtblätter zur Blütezeit im allgemeinen um so weniger entwickelt finden, je weniger sie als Schutz für den heranreifenden Samen in Betracht kommen, so vor allem bei Ginkgo. Die weiblichen Blüten (*c* Fig. 470) stellen hier kleine axilläre Sprosse dar, an denen normal zwei Samenanlagen sich befinden (Fig. 470 *h* zeigt deren eine größere Zahl, wobei die Samenanlagen gestielt erscheinen). Die Sporophylle sind hier meist gar nicht als gesonderte Bildungen wahrnehmbar, es ist höchst wahrscheinlich eine ganz ähnliche Reduktion eingetreten, wie wir sie soeben bei den männlichen Blüten von Juniperus kennen gelernt haben, d. h. die Sporophylle sind auf einzelne Sporangien, hier Makrosporangien reduziert; nur wenn diese, wie in Fig. 470 *h*, gestielt erscheinen, würde der Stiel (ebenso wie bei den Juniperus-Mikrosporangien) den

[1]) Ueber dieselben ist zu vergleichen namentlich: STRASBURGER, Die Coniferen und die Gnetaceen, Jena 1873; Derselbe, Die Angiospermen und die Gymnospermen; ČELAKOVSKY, Die Gymnospermen (Abh. der K. böhm. Gesellsch. der Wissensch., 7. Folge, 4. Bd.); Derselbe, Nachtrag etc. (ENGLER'S Jahrb., 24. Bd.). In diesen Schriften ist die weitere Litteratur angeführt.

unteren Teil eines Fruchtblattes darstellen, an welchem das Makrosporangium terminal ist. Auch bei den männlichen Ginkgoblüten ist ja, wie wir sahen, das Sporophyll sehr reduziert, in abnormen Fällen können, wie Fuji beobachtet hat, Makrosporangien auch an Laubblättern auftreten. Die Samen werden hier besonders groß (vgl. Fig. 470 *d*) und haben, ähnlich wie die der Cycadeen, eine fleischige Außen-, eine harte Innenschicht ihrer Samenschale; die kragenartige Anschwellung an der Basis der Makrosporangien mag der bei Cycadeen (hier aber einseitig) an der Makrosporangienbasis entstehenden Wucherung des Sporophylls zu vergleichen sein.



Fig. 470. Ginkgo biloba. In der Mitte Kurztrieb mit männlicher Blüte. *a*, *b* Staubblätter, *c* weibliche Blüte, *d* dieselbe mit Samen, *e* Steinkern eines Samens, *f* Querschnitt, *g* Längsschnitt durch den Samen, *h* Blüte mit zahlreichen Samenanlagen (nach Richard, Lehrb.).

Auch bei Taxineen kommt ein solches von den Fruchtblättern unbeschütztes Reifen der Samenanlagen vor, auch hier bezeichnenderweise bei solchen Formen, welche Samen besitzen, die wie die von Ginkgo durch ihre steinfruchtähnliche Ausbildung auf die Verbreitung durch Tiere (speciell Vögel) berechnet sind. Bei Cephalotaxus und Torreya stehen die Samenanlagen zu zweien in der Achsel eines Blattes (Sporophylls), vgl. Fig. 471 *V*, und bei Cephalotaxus sind diese Sporophylle zu kleinen Zapfen vereinigt, von deren Samenanlagen sich aber meist nur eine sich weiter entwickelt. [In Fig. 471 *V* ist ein Querschnitt durch eine Zapfenschuppe mit den zugehörigen beiden Samenanlagen (*S*) im Querschnitt abgebildet.] Zwischen den Samenanlagen steht eine flache Erhebung, die teils als Vegetationspunkt des Achselsprosses, der die Samenanlagen trägt, gedeutet wird (wobei die Samenanlagen ähnlich wie bei Ginkgo aufgefaßt werden als auf Samenanlagen reduzierte Fruchtblätter), teils als drittes „steriles“ Fruchtblatt.

Bei Phyllocladus (Fig. 471 *VI*) stehen die Samenanlagen einzeln in der Achsel eines Fruchtblattes, sie sind mit einem Arillus versehen und — wenigstens bei der untersuchten Art — durch die über ihnen stehenden sterilen Fruchtblätter bei der Reife geschützt, nach der herrschenden An-

nahme der formalen Morphologie würde die Samenanlage hier das einzige Fruchtblatt eines — sonst weiter nicht wahrnehmbaren — Achselsprosses der Fruchtblätter darstellen.

In den genannten Fällen bestehen die „Blüten" (nach der angeführten Auffassung eigentlich Blütenstande) stets aus einer größeren Anzahl von Fruchtblättern, die eine oder mehrere Samenanlagen in ihren Achseln bergen.

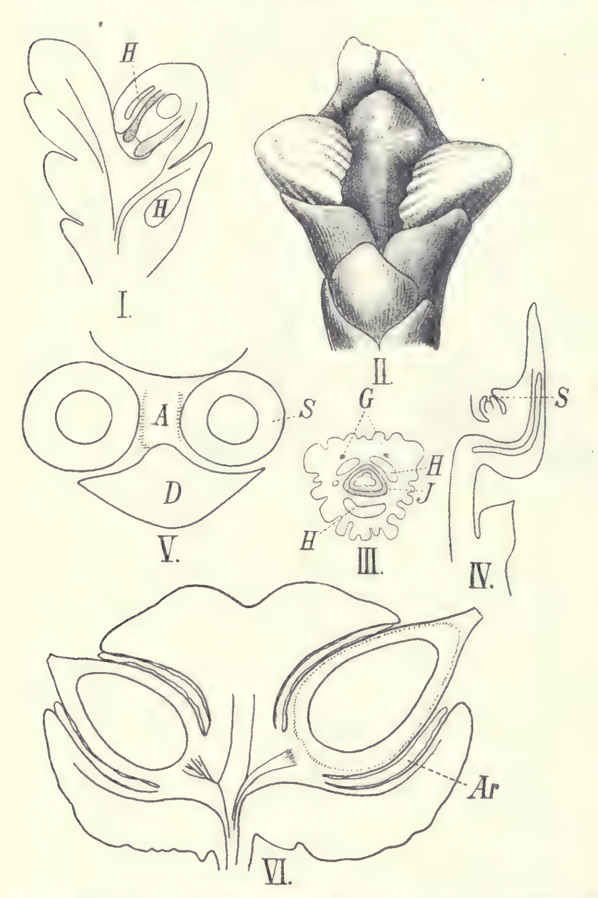


Fig. 471. *I—III* Dacrydium Colensoi (?) vergr. *I* Blüte mit einer Samenanlage im Längsschnitt, *II* Blüte mit 2 Samenanlagen, *III* Samenanlage quer. *IV* Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe von Sequoia sempervirens (in der Schuppe unten ein Harzkanal, oben ein Leitbündel). *V* Querschnittt durch einen Teil einer weiblichen Blüte von Cephalotaxus Fortunei, *VI* Längsschnitt einer jungen Frucht von Phyllocladus alpinus. *Ar* Axillus.

Eine Reduktion in der Zahl der Samenanlagen findet sich auch bei Podocarpeen. Wir haben hier einerseits Blüten, in denen mehrere Sporophylle je eine Samenanlage tragen [die anatrop und mit zwei Integumenten versehen ist (Fig. 472 *IV*)], andererseits solche, bei denen nur ein Sporophyll fertil, oder sogar nur ein einziges vorhanden ist. Fig. 472 *I—III* zeigt einige Blüten von Podocarpus ensifolius, die ich in Westaustralien sammelte Die Blüten beginnen mit zwei sterilen Vorblättern, die häufig noch laubblattartig ausgebildet sind, während die Sporophylle ihre Basis fleischig verdicken. In Fig. 472 *II* sind zwei Sporophylle fertil, d. h. tragen Samenanlagen, in Fig. 472 *III* nur Eines, ebenso, trotz der großen Zahl von Blättern, welche den Zapfen zusammensetzen, in Fig. 472 *I*.

Bei dem in Neuseeland gesammelten Dacrydium Colensoi[1]) (Fig. 471 *I—III*) sind die Blüten nicht mehr scharf abgegrenzt, es stehen an einem Aste, der sich späterhin vegetativ verlängern kann[2]), ein oder zwei Makro-

[1]) So wurde die Pflanze von Herrn Dr. PILGER in Berlin freundlichst bestimmt. Ich würde sie zu Podocarpus gestellt haben.

[2]) Man sieht dann an dem Zweige eine Narbe die Stelle bezeichnen, wo der Samen ansaß.

sporangien tragende Blätter (Fig. 471 *I*, *II*); wir können uns diese Blüte aus einer der des Podoc. ensifolius ähnlichen dadurch entstanden denken, daß oben wieder an der „Blüten“-Achse vegetative Blätter gebildet werden und im Zusammenhang damit die Blütenachse nicht ein begrenztes Wachstum zeigt, sondern als vegetativer Sproß weiterwächst.

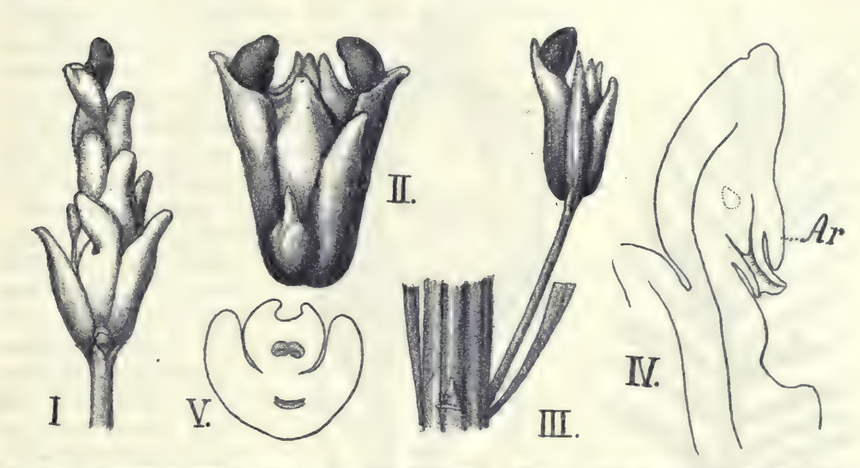


Fig. 472. Podocarpus ensifolius. *I—III* Weibliche Blütenzapfen verschiedener Ausbildung. *IV* Längsschnitt durch die Spitze einer Zapfenschuppe und eine Samenanlage (*Ar* Arillus). *V* Querschnitt durch die Anheftungsstelle der Samenanlage, Gefäßteil der Leitbündel schraffiert, Siebröhrenteil punktiert.

In der Gattung Taxus (Fig. 473) selbst wird die weibliche Blüte gebildet aus einem einzigen Makrosporangium (Samenknospe), das den Abschluß eines kleinen Sprosses bildet, welcher unterhalb der Samenknospe mit einer Anzahl Schüppchen besetzt ist. Es ist das eine Blütenform, welche von den Sporangienständen der Gefäßkryptogamen viel mehr abweicht, als die oben erwähnten Formen.

Was die weiblichen Blüten der übrigen Coniferen anbelangt, so sei darüber nur folgendes bemerkt.

Einfache Ausbildung derselben treffen wir bei den Araucarien: die Samenknospen sind in Ein- oder Mehrzahl auf der Oberseite der Sporophylle inseriert, welche an einer Spindel stehen und mit derselben die weiblichen Blütenzapfen zusammensetzen. Eine weibliche Blüte von Dammara z. B. konstruiert man den Stellungsverhältnissen nach richtig, wenn man sich die Sporangien einer Lycopodium-Sporangiumähre durch Samenanlagen ersetzt denkt. Eine Komplikation tritt bei anderen Formen insofern ein, als auf dem Sporophyll oberhalb der Samenanlagen ein Auswuchs entsteht, der bald nur als häutiger Saum (wie bei Cunninghamia), bald als massive, aber von dem Sporophyll (der „Samenschuppe“) nicht abgegliederte Wucherung, wie bei den Cupressineen, bald als schuppenförmige Bildung auftritt, wie z. B. bei Cryptomeria japonica, wo die Schuppe oben in einzelne blattspitzenartige Zähne ausgeht, die ich auch bei Sequoia sempervirens [1]) und Cupressus Lawsoniana noch angedeutet finde, während bei den meisten Cupressineen der Auswuchs ungegliedert ist. Die Samenanlagen stehen hier auf einer kleinen Wucherung in der Achsel der Zapfenschuppe; letztere bildet sich

[1]) Wo aber die Zähne nicht über die Samenanlagen fallen.

nach der Befruchtung ähnlich um, wie wir es oben für die Makrosporophylle von Ceratozomia etc. gesehen haben.

Die eigentümlichste Bildung zeigen die Abietineen; hier stehen die Samenanlagen auf einer die Zapfenschuppen verdeckenden und überragenden Bildung, der Samenschuppe. Die Zapfen werden also gebildet von einer Spindel, an welcher rings Schuppen sitzen, die Deckschuppen, in deren Achsel erst die Samenschuppen entspringen, welche auf ihrer Oberseite je zwei Samen tragen. Über das Verhältnis beider klärt die Entwicklungsgeschichte auf. Sie mag an der Tanne kurz geschildert werden [1]. Die Knospe, aus der ein weiblicher Blütenzapfen hervorgeht, unterscheidet sich anfangs nur wenig von einer Laubknospe. Sie steht in der Achsel eines Laubblattes (einer „Nadel") auf der Oberseite eines Zweiges und ist, wie die Knospen, die sich im nächsten Frühjahr zu neuen Trieben entfalten, mit Knospenschuppen bedeckt. Wie die Laubknospe erzeugt der von den Knospenschuppen umschlossene dicke Vegetationskegel eine Anzahl von Blattanlagen. Diese Blattanlagen, deren Jugendstadien ganz mit denen der Laubblätter („Nadeln") übereinstimmen, bilden sich aber nicht zu Laubblättern, sondern zu den oben erwähnten Deckschuppen aus, die ziemlich klein bleiben. Nach einiger Zeit (Anfang Oktober) findet man auf der Basis jeder Schuppe eine halbkugelige Anschwellung. Dies ist die Anlage der Samenschuppe, auf welcher später die Samenanlagen entspringen. Würde die Samenschuppe auf diesem Zustande verharren, so würde sie als eine Placentarbildung erscheinen, ähnlich den Placentarhöckern mancher Farnkräuter oder denjenigen, auf welchen die Mikrosporangien der Cycadeen entspringen. Statt dessen aber bildet sie sich hier, wenn die Weiter-

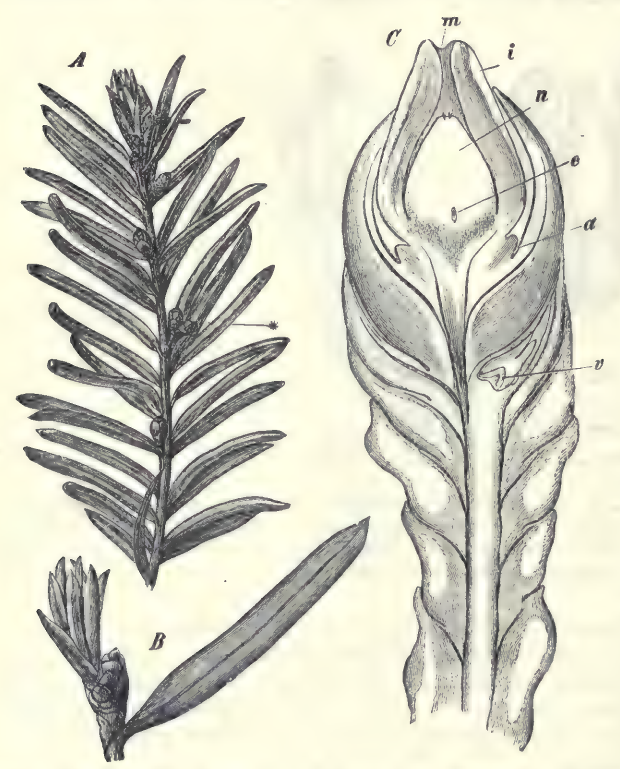


Fig. 473. Taxus baccata. *A* Zweig mit weiblichen Blüten. *C* Längsschnitt eines Sprosses, dessen Spitze bei *v* liegt (zur Seite gedrängt), oben eine weibliche Blüte, *a* Arillusanlage, *n* Nucellus, *e* Makrospore, *i* Integument, *m* Mikropyle. 48 mal vergrößert. (Nach STRASBURGER, Lehrb.)

[1]) Man vergleiche die freilich nicht ganz zutreffende Schilderung bei SCHACHT, Beiträge zur Anat. und Physiol. der Gew., p. 182 ff.; ferner STRASBURGER, Die Coniferen etc.

entwicklung im Mai des nächsten Jahres beginnt, zu der schuppenförmigen Bildung aus, welche viel größer wird, als die Deckschuppe, und die letztere ganz verdeckt. Auf der Basis der Samenschuppe entspringen die Samenanlagen, welche anfangs aufrecht stehen, später so umgelegt werden, daß ihre Mikropyle nach unten, gegen die Zapfenspindel hin gerichtet ist. Die eigentümliche Ausbildung steht hier in Beziehung zur Bestäubung[1]), die aber bei den verschiedenen Arten schon deshalb eine verschiedene ist, weil die Samenschuppen zur Bestäubungszeit nicht überall das gleiche Verhältnis zur Deckschuppe zeigen. Überall aber sehen wir bei den Zapfenblüten die Schuppen zur Bestäubungszeit auseinanderweichen, während sie später einander wieder dicht anliegen. Das Auseinanderrücken findet durch eine Streckung der Internodien der Blütenachse statt, der Verschluß durch das starke Heranwachsen der Samenschuppen. Die Bestäubung sei bei Pinus Pumilio geschildert. Hier sind, wie bei den anderen Pinus-Arten, die Samenschuppen um diese Zeit schon viel größer als die Deckschuppen, sie sind lebhaft rot gefärbt und besitzen auf ihrer Mitte eine kielförmige Erhebung; sie leiten die Pollenkörner an ihren Bestimmungsort, die letzteren gleiten nämlich an den aufgerichteten Samenschuppen zu beiden Seiten ihres mittleren Kieles hinab und gelangen so an die Mikropyle der Samenanlagen. Indes ist dies nicht der einzige Weg für die Pollenkörner. Fig. 474 giebt einen Teil des Tangentialschnittes durch einen weiblichen Zapfen zur Blütezeit. Die Pollenkörner gleiten auf den Teilen der Samenschuppe rechts und links vom Kiel (Fig. 474 *a*, *b*), ferner ist die Deckschuppe mit ihren Rändern zurückgebogen und bildet so die Rinnen *c*, *d*, *e*, *f*, sie alle führen schließlich zu den in zwei lange Lappen ausgezogenen Mikropylen der Samenanlagen (*M*), während bei Abies excelsa, Larix etc., wo die Samenschuppen zur Bestäubungszeit noch kleiner sind als die Deckschuppen, die letzteren die Leitungswege für die Pollenkörner bilden, und die Samenschuppen nur eine sekundäre Rolle dabei spielen, indem sie auf dem letzten Teil des Weges die Pollenkörner veranlassen, zu den Samenknospen hinabzugleiten. Nach der Befruchtung aber vergrößern sich die Samenschuppen sehr bedeutend und schließen die Samen dicht ein: erfüllen also jetzt denselben Zweck, den die erst nach der Befruchtung auftretende Wucherung der Cupressineendeckschuppe hat. In den beiden

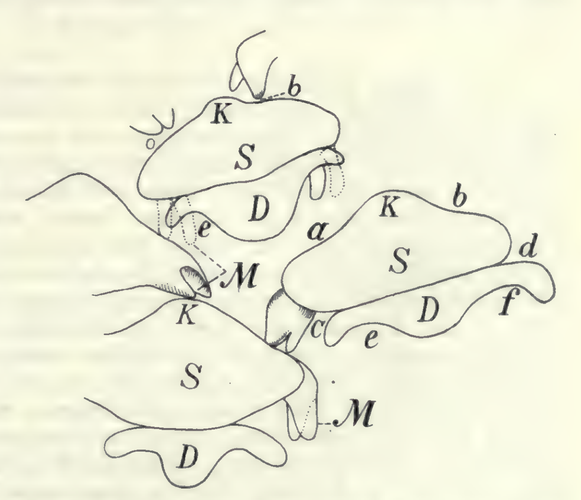


Fig. 474. Stück eines Tangentialschnittes durch einen weiblichen Zapfen von Pinus Pumilio zur Zeit der Bestäubung. *D* Deckschuppe, *S* Samenschuppe, *M* Mikropyle, *a*, *b*, *c*, *d* Kanäle, durch welche die Pollenkörner zu den Mikropylen herabgleiten können.

[1]) Vgl. VAUCHER, Histoire physiologique des plantes d'Europe, IV; STRASBURGER, Die Coniferen, p. 268 ff.

Funktionen, einerseits die Samenknospen zu schützen und andererseits die Leitung der Pollenschläuche zu den ersteren zu sichern, stimmen die Samenschuppen mit den Fruchtknoten der Angiospermen überein.

Daß bei der Bestäubung auch die wohl bei allen Coniferen sich findende Ausscheidung eines Tropfens an der Mikropyle der Makrosporangien eine wichtige Rolle spielt, ist längst bekannt (vgl. z. B. Vaucher a. a. O.). Hier sei nur noch auf die Stellung der Blüten hingewiesen. Wir sehen die weiblichen Blüten bei der großen Mehrzahl der Coniferen so orientiert, daß die Bestäubung von oben erfolgt. Wo sie nicht schon aufrecht stehen, krümmen sie sich (was namentlich bei Larix auffällig ist) sofort negativ geotropisch nach oben; es scheint mir bezeichnend, daß dies namentlich bei den Zapfenblüten auffallend hervortritt, welche Samenanlagen besitzen, deren Mikropyle (durch nachträgliche Verschiebung) nach unten gekehrt ist, wie bei den Abietineen, Podocarpus etc.

Im übrigen zeigt die biologische Betrachtung der weiblichen Blüten uns zunächst, wie wir sahen, wenig Allgemeines. Es handelt sich um die Bestäubung der Samenanlagen und den Schutz der heranreifenden Samen. Dieses Problem kann auf verschiedene Weise gelöst werden; wir sahen, daß in manchen Fällen auf die Mithilfe der Fruchtblätter dabei ganz verzichtet wird (Ginkgo, Taxus) und daß diese dann äußerst reduziert erscheinen, daß ferner der Auswuchs der Fruchtblätter um so früher auftritt, je früher er in Funktion tritt. Wo er nur als Schutz der Samen dient (z. B. Cupressineen), bildet er sich spät, wo er bei der Leitung der Pollenkörner mitwirkt (Abietineen), früh. — Die Lage der Makrosporangien innerhalb der Blüten dürfte zusammenhängen mit der Größe derselben resp. der, welche die Samen erreichen. Soweit ich sehen kann, behalten in Blüten mit zahlreicheren Samenanlagen diese die aufrechte Lage bei nur dann, wenn sie verhältnismäßig geringe Größe erreichen und in wenig umfangreichen Zapfen stehen. Wo die Samen größer werden und in längeren Zapfen angeordnet sind, können sie besser untergebracht werden, wenn ihre Längsachse mit der der Zapfenschuppen zusammenfällt. Das sehen wir schon bei den Cycadeen; man vergleiche die Lage der Makrosporangien bei Ceratozamia (Fig. 466) mit der von Cycas. Bei den Coniferen sehen wir dementsprechend bei den Abietineen die Samenanlagen umgelegt; welche Bedeutung die anatrope Gestaltung der Samenanlagen bei den Podocarpeen hat, mag dahingestellt bleiben.

Die Gestaltungsverhältnisse der weiblichen Blüten der Ginkgoaceen und der Coniferen, welche im Vorstehenden nur kurz dargelegt werden konnten, haben nun sehr verschiedene morphologische „Deutungen“ erfahren. Sie hier anzuführen, ist um so entbehrlicher, als eine historische Darstellung dieser Versuche neuerdings von Worsdell[1]) gegeben worden ist. Nur auf einen Punkt sei hier eingegangen. Was bei den Abietineen, Podocarpeen, Cupressineen als weibliche „Blüte“ bezeichnet wurde, wird — wie oben zum Teil angedeutet wurde — von anderen als Inflorescenz aufgefaßt. Diese Deutung ist mit großem Scharfsinn namentlich von Celakovsky verfochten worden. Sie geht aus hauptsächlich von zwei Grundlagen. Diese sind einmal die weiblichen Blüten von Ginkgo und dann die „Anamorphosen“, die namentlich bei Abietineen mehrfach beobachtet worden sind. Es sind

[1]) W. C. Worsdell, The structure of the female ‚flower' in Coniferae. An historical study. Annals of botany, Vol. XIV.

dies dem normalen Verhalten gegenüber Mißbildungen, bei denen an Stelle der Fruchtschuppe ein Sproß auftritt, und zwar zeigen sich verschiedene Mittelbildungen zwischen normalen Fruchtschuppen und vegetativen Sprossen, welche darin begründet sind, daß die vegetative Umbildung in einem früheren oder späteren Stadium eintritt; man kann z. B. Sprosse treffen, welche mit zwei Blättern beginnen, welche auf ihrer Unterseite rudimentäre Samenanlagen tragen. Daraus wird geschlossen, daß die Fruchtschuppe einem Achselsproß entspricht, von welchem zwei Blätter ausgebildet sind, die sich um 90° drehen, mit ihren Rändern verwachsen und auf ihrer Unterseite, welche der Zapfenachse zugekehrt ist, je eine Samenanlage tragen. Bei Pinus würde ein drittes rudimentäres Blatt hinzukommen, welches als „Kiel" ausgebildet ist. Zur Erläuterung sei auf Fig. 475 hingewiesen, welche eine mißbildete Samenschuppe aus einem der androgynen Zapfen, die oben (p. 653) erwähnt wurden, darstellt; neben normalen Samenschuppen treten hier verbildete nicht selten auf. In dem abgebildeten Falle sehen wir statt der Fruchtschuppe drei blattähnliche, an ihrer Basis zusammenhängende Gebilde, die auf ihrer Unterseite je eine, an der mißbildeten Mikropyle *mi* erkennbare, gleichfalls abnorme Samenanlage tragen; *a* und *b* entsprechen den beiden ersten Blättern des Achselsprosses der Deckschuppe, haben sich aber nicht vollständig gedreht, sie tragen die Samenanlage noch deutlich erkennbar auf ihrer Außenseite; ob *c* eine Neubildung ist oder dem Kiel entspricht (der auch durch *d* angedeutet sein könnte), ist für uns nicht von Wichtigkeit. Daß es sich um eine Störung der Entwicklung handelt, zeigt die Verkümmerung der Samenanlagen. Betrachten wir das Vorkommen aber „rein morphologisch", so würde das ganze Gebilde einem Achselsproß der Deckschuppe entsprechen, der gewöhnlich auf zwei Blätter reduziert ist; bei Araucaria, Podocarpus etc. würde nur ein einziges vorhanden sein, bei Cryptomeria etc. mehrere seitlich miteinander verschmolzene Blätter u. s. w. Diese Blätter wären die Sporophylle, die Deckschuppen also nur die Deckblätter der Blüten.

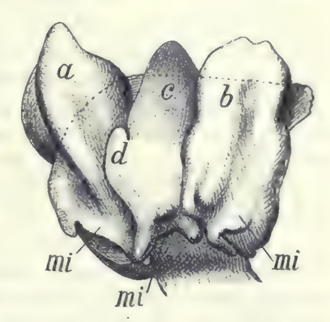


Fig. 475. Pinus maritima. Verbildete Samenschuppe, vgl. Text. (Die Verweisungsstriche *mi* sind irrtümlich bei der Wiedergabe der Figur zu lang ausgefallen, die nach unten gekehrte Öffnung stellt die Mikropyle dar.) Die Deckschuppe liegt (teilweise durch Punktierung angedeutet) unter der mißbildeten Samenschuppe.

Ähnliche Erscheinungen, wie die oben kurz erwähnten, treten auch bei den Vergrünungen auf.

Daß es sich bei dieser Vergrünung um eine vegetative Umbildung der Samenschuppe handelt, ist wohl zweifellos. Nicht aber, daß wir die hierbei beobachteten Erscheinungen nun auch in den „normalen" Entwicklungsgang hineintragen müssen. Die Pflanze verwendet hier zur Ausbildung der Samenanlagen und zum Schutz derselben einen axillären Auswuchs der Deckschuppe, welcher sich bei vegetativer Entwicklung als Sproß ausbilden kann. Diese Umbildung wird, wie ich früher hervorhob [1]), durch äußere Einflüsse wenigstens in manchen Fällen hervorgerufen. Man findet vergrünte Zapfen an beschnittenen Fichtenhecken, an Bäumen, die, an der oberen Baumgrenze stehend, ihre Gipfel leicht verlieren etc. — natürlich

[1]) Vgl. Entwicklungsgeschichte, p. 123.

können auch andere Faktoren einwirken. Sehen wir ab von den Ursachen, welche die Vergrünungen und sonstigen Störungen bewirken, so ist hier zusammenfassend folgendes hervorzuheben. Es ist nachgewiesen, daß die Anlage der Samenschuppe der Abietineen, wenn ihre Entwicklung frühzeitig genug gestört wird, sich zu einem Achselsproß ausbilden kann, dessen erste Blätter auf ihrer Unterseite verkümmerte Samenanlagen tragen. Es läßt sich ferner eine Reihe konstruieren, die von der Samenschuppe der Abietineen führt zu dem dorsalen Auswuchs der Zapfenschuppen der Cupressineen. Aber deshalb braucht die Fruchtschuppenanlage niemals ein Sproß mit ausgegliederten Blättern gewesen zu sein. Sie kann ihre Umbildung (zur Fruchtschuppe) erfahren haben, ehe je eine solche Gliederung eintrat, und auch in phylogenetischer Beziehung sehe ich keine Nötigung zu der Annahme, daß die Fruchtschuppe einer kleinen, stark reduzierten Blüte entspreche. Es fehlt an Übergangsformen, welche ein derartiges Verhalten uns demonstrieren würden. Die Analogie mit Ginkgo kann um so weniger ins Gewicht fallen, als ein einheitlicher Ursprung der Coniferen (und Ginkgoaceen) äußerst unwahrscheinlich ist. Wir können, wenn wir Hypothesen aufstellen wollen, auch anders konstruieren. Wenn wir ausgehen von einem Fruchtblatte, das etwa wie das von Ceratozamia, zwei seitliche Samenanlagen trägt, so können diese, wenn sie etwas auf die Oberseite rücken, eine axilläre Stellung zum Fruchtblatte einnehmen: steigt ihre Zahl, so erhalten wir die Verhältnisse bei manchen Cupressineen, sinkt sie, die bei Podocarpus. Zum Schutze der Samen bildet sich bald das Fruchtblatt schildförmig aus (Cupressineen), bald eine mehr oder minder selbständige axilläre Wucherung desselben, die ihre extremste Ausbildung bei den Abietineen erfahren hat. Die Vergrünungen etc. zeigen mir nur, daß die Anlage der Samenschuppe die (gewöhnlich latent bleibende) Fähigkeit hat, sich zu einem Achselsproß zu entwickeln, nicht aber, daß sie jemals einer war, also einen Funktionswechsel erfuhr. Sehen wir doch auch, daß z. B. bei Pteris quadriaurita das Mycel eines Pilzes die Fähigkeit des Blattes (die sonst stets latent bleibt), Sprosse zu erzeugen, weckt, die hier mit Blättern versehen sind, während man die durch Taphrina cornu cervi auf Aspidium cristatum [1]) hervorgebrachten Pilzgallen gewissermaßen als einen rudimentär gebliebenen Versuch der Sproßbildung bezeichnen kann. Aus der Entfaltung einer latenten Anlage braucht man also nicht auf eine „Reduktion“ zu schließen. Diese Vorstellung, die ja selbstverständlich auch nur e i n e r der verschiedenen Versuche ist, die Thatsachen in Beziehung zu einander zu bringen, scheint mir jedenfalls den Vorzug größerer Einfachheit zu haben. So wenig ich die Berechtigung der anderen, von Ginkgo ausgehenden Konstruktion leugnen will, so sehr ist doch hervorzuheben, daß sie eine r e i n f o r m a l e ist, und daß sie uns bis jetzt nicht einmal in teleologischer Beziehung verständlich gemacht hat, warum die weibliche Coniferenblüte, bei der wenigstens die Bestäubungsverhältnisse doch ziemlich gleich bleibende sind, so weitgreifende Umbildungen erfahren haben soll.

C. Gnetaceen.

Die dritte Gruppe (resp. wenn man die Ginkgoaceen besonders zählt, die vierte) der Gymnospermen bedarf einer eingehenden Schilderung hier nicht. Hervorgehoben sei nur, daß wir die Blüten hier von einem Perigon umgeben finden, wofür ja Andeutungen auch bei anderen Gymnospermenblüten vorhanden sind, und daß wir bei Welwitschia zum erstenmale einer Zwitterblüte begegnen, die allerdings eingeschlechtig wird durch

---

[1]) Vgl. GIESENHAGEN, Flora, 78. Bd., p. 130 ff.

Verkümmerung der Staubblätter resp. des weiblichen Apparates. Es ist möglich, daß Welwitschia ursprünglich weibliche Zwitterblüten besaß. Deshalb aber alle Gymnospermenblüten als ursprünglich zwitterig zu betrachten, scheint mir nicht erforderlich; es kann in dieser Beziehung auf früher Gesagtes verwiesen werden (p. 51 und p. 653). Die Staubblätter von Welwitschia sind unten zu einem becherförmigen Gebilde verwachsen und tragen an ihrer Spitze (in radiärer Anordnung) drei Mikrosporangien, die sich durch Spalten öffnen; bei Ephedra erhebt sich in der Mitte der von zwei Hüllblättern umgebenen Blüten ein stielartiger Träger, an dem zwei oder mehr zweifächerige Sporangien sitzen, die wir wohl als reduzierte Staubblätter betrachten können; die Funktion des fehlenden Stieles — die Sporangien emporzuheben und dadurch die Verbreitung der Sporen zu bewirken — wird durch eine Verlängerung der Blütenachse bewirkt[1]). Für uns kommt hier wesentlich in Betracht, daß die Gestalt der Staubblätter in Beziehung steht zum Vorhandensein einer Blütenhülle, welche auch die Staubblätter bis kurz vor der Entfaltung einschließt. Bei den übrigen Gymnospermen konnten wir nachweisen, daß die Gestalt der Staubblätter in engster Beziehung steht zum Schutz der Mikrosporangien in der Knospenanlage, daß speciell die Gestaltung der Spreite der Staubblätter den „Zweck" hat, die Mikrosporangien zu schützen während ihres Heranreifens, die Blütenhülle der männlichen Blüten kommt dafür nicht in Betracht. Bei den Gnetaceen aber, wo die Blütenhülle, wie erwähnt, die Mikrosporangien selbst umschließt, sehen wir die Gestaltung der Staubblätter dementsprechend vereinfacht. Ganz ebenso verhält sich die große Mehrzahl der Angiospermen.

Fig. 476. Welwitschia mirabilis. Männliche Blüte nach Entfernung der Blütenhülle. *N* Narbenähnliche Spitze des Integumentes der (nicht zur vollen Entwicklung gelangenden) Samenanlage.

Auf den Bau der weiblichen Blüten wird bei Besprechung der Makrosporangienbildung kurz einzugehen sein. Die Blütenhülle der Gnetaceen darf wohl als aus Hochblättern gebildet betrachtet werden. Bei Besprechung der Blütenhülle der Angiospermen wird darauf Rücksicht zu nehmen sein.

Eine Annäherung an die letzteren ist auch insofern vorhanden, als die Samenanlage von einer äußeren Hülle umschlossen ist, die als aus zwei Blättern verwachsen betrachtet werden kann und den Samen z. B. bei Ephedra als derbe äußere Schale auch bei der Reife umschließt, ähnlich wie das Perikarp einer Angiospermenfrucht dies thut. Es läßt sich dieses Gebilde als rudimentärer Fruchtknoten auffassen, der es aber nicht zur Bildung einer Narbe bringt, das narbenähnliche Organ der Gnetaceen gehört vielmehr dem Integument der Samenanlage an.

§ 3. Blütenbildung der Angiospermen.

Viel reicher gegliedert, als bei den Gymnospermen, sind die Blüten bei den Angiospermen. Die Darstellung derselben kann hier nur eine

[1]) Es scheint dabei von wenig Belang, ob man den Träger von der Blütenachse oder von „kongenital vereinigten" Blattgebilden, zu deren Bildung die Blütenachse ganz aufgebraucht wurde, ableitet.

kurze, einige allgemeinere Beziehungen hervorhebende sein. Für die rein morphologische Betrachtung der Blüten findet sich wertvolles Material in den systematischen Werken und der entwicklungsgeschichtlichen Litteratur [1]), die Beziehungen der Blütengestaltung zur Bestäubung sind ausführlich erörtert in der blütenbiologischen Litteratur [2]), auf welche hier verwiesen werden muß. Hier sollen nur in Kürze einige der hauptsächlichsten organographische Eigentümlichkeiten hervorgehoben werden.

A. Allgemeines. Bekanntlich unterscheiden sich die Blüten der Angiospermen von denen der Gymnospermen namentlich dadurch, daß die Samenanlagen vor der Bestäubung in ein Fruchtknotengehäuse eingeschlossen sind, welches zur Aufnahme der Pollenkörner (Mikrosporen) ein besonderes Organ, die Narbe, ausgebildet hat. Die Makrosporophylle (Fruchtblätter) sind hier also anders ausgebildet, als bei den Gymnospermen. Die Mikrosporophylle (Staubblätter) zeigen einen, bei fast allen Angiospermen wesentlich übereinstimmenden Bau, auf den unten zurückzukommen sein wird. Die Blütenhülle, welche bei den Gymnospermen nur als Knospenschutz in Betracht kommt, ist bei den Angiospermen viel reicher entwickelt. Bei vielen Formen, speciell bei solchen, bei denen die Pollenübertragung durch Tiere erfolgt, ist sie bekanntlich ganz oder teilweise als „Schauapparat“ entwickelt. Dazu kommt als weitere Eigentümlichkeit der Angiospermenblüte, daß sie vorwiegend als Zwitterblüte ausgebildet ist, und daß eingeschlechtige Blüten sich vielfach als durch Verkümmerung der Mikro- oder Makrosporophylle zustande gekommen nachweisen lassen.

Die große Bedeutung, welche die Untersuchung des Blütenbaues für die Systematik hat, bringt es mit sich, daß die zahllosen Variationen des Blütenbaues in den systematischen Werken eingehend behandelt werden. Hier kann es sich also, da auch die Besprechung der Bestäubungsverhältnisse ausscheidet (deren Behandlung man mit Unrecht als Blütenbiologie bezeichnet, ein Begriff, der einen viel weiteren Umfang hat), nur darum handeln, einige der hauptsächlichsten Eigentümlichkeiten hervorzuheben, durch welche sich die Blüten von vegetativen Sprossen unterscheiden.

Abgesehen von der mit ihrer Funktion zusammenhängenden Ausbildung der einzelnen Blattorgane der Blüte und den oben (p. 652) kurz erwähnten Eigentümlichkeiten der Blütenachse weicht die Blüte der Angiospermen von den vegetativen Sprossen hauptsächlich ab durch Vorgänge, die sich zurückführen lassen auf Änderungen in der Anordnung der Blütenteile, auf „Verwachsungen“ und Verkümmerung. Dies mag an einigen Beispielen, die nur die allgemeinen Beziehungen hervorheben sollen, kurz erläutert werden [3]).

---

[1]) Vgl. namentlich PAYER, Organogénie comparée de la fleur; EICHLER, Blütendiagramme; ENGLER-PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien; GOEBEL, Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (SCHENK's Handbuch III, 1).

[2]) Vgl. die Zusammenfassung bei KNUTH, Handbuch der Blütenbiologie, Leipzig 1898 u. 1899.

[3]) Die Anschauungen, von denen dabei ausgegangen wird, sind im wesentlichen die in meiner „Vergl. Entwicklungsgeschichte“ (1883) vertretenen. Auf HOFMEISTER's „Allg. Morphologie“ sei hier ein- für allemal verwiesen; betreffs der mechanischen Blattstellungstheorie auf SCHWENDENER's und SCHUMANN's im I. Teil angeführte Publikationen, p. 71 Anm. 3. Eine Kritik der Versuche, welche zu einer „mechanischen“ Erklärung der Blütengestaltungsverhältnisse gemacht worden sind, ist hier unthunlich, es muß aber erwähnt werden, daß des Verf. Ansicht über die Resultate, zu welchen die mechanische Blattstellungstheorie auf dem Gebiete der Blütenmorphologie gelangt zu sein glaubt, abweicht von der WEISSE's, auf p. 71 mitgeteilten.

1) Anordnung. Schon bei Selaginella wurde darauf hingewiesen, daß die Blüten zum Teil eine andere Anordnung der Blätter besitzen, als die Laubsprosse, dasselbe wiederholt sich bei den Blüten der Gymnospermen und Angiospermen, aber nicht nur bei diesen, auch bei Inflorescenzen tritt dasselbe Verhalten hervor; sehr auffallend z. B. bei vielen Orchideen. Es hängt dies offenbar zusammen mit den geänderten Raumverhältnissen am Vegetationspunkt der Inflorescenzen und der Blüten. Diese Aenderung kann verschieden bedingt sein. Einige der in Betracht kommenden Vorgänge seien kurz besprochen.

a) Relative Größenverhältnisse: entweder der Vegetationspunkt bleibt an Größe dem des vegetativen Sprosses gleich, aber die Größe der Blattanlagen (seien es Deckblätter an Inflorescenzen oder Blattgebilde der Blüte selbst) nimmt ab, wir sehen dann zahlreichere Blattanlagen in anderer Anordnung auftreten, oder der Vegetationspunkt der Blüten (oder Inflorescenzen) verbreitert sich (in Vergleich mit dem der Laubsprosse), was gleichfalls eine Aenderung der Anordnung bedingt. Diese wird um so anffallender sein, wenn sich dieser Vorgang mit dem ersten kombiniert, wie in den Blütenköpfen der Compositen. Dieser Zusammenhang von Größenverhältnissen und Anordnung tritt namentlich auch durch Änderung der Zahlenverhältnisse innerhalb der Blüten selbst hervor. Es liegt in der Natur der Sache, daß namentlich die Staubblätter (Mikrosporophylle) dafür Beispiele abgeben. Sie sind bei den Angiospermen fast nirgends blattartig, besitzen vielmehr einen schmalen, fadenförmigen Träger, das Filament, und demgemäß nimmt ein Staubblatt schon bei seiner Entstehung einen (im Vergleich mit den Kelchblättern etc.) kleinen Raum des Blütenbodens in Anspruch. Während also bei Laubblättern, wenn sie in Wirtel (Quirle) angeordnet sind, die Zahl der Glieder in den einzelnen aufeinander folgenden Quirlen normal die gleiche bleibt, ist dies bei Blüten häufig nicht der Fall. Ein auffallendes Beispiel findet sich z. B. in der Anordnung der Staubblätter mancher Rosifloren [1]).

Eine junge Blütenknospe eines Geum, einer Rose u. s. w. zeigt die gewöhnliche Form dieser Organe: einen breiten, gewölbten Vegetationspunkt, an dem die Kelchblätter in der gewöhnlichen Reihenfolge auftreten. Dann aber vor oder nach der Anlegung der fünf mit den Kelchblättern alternierenden Kronenblätter erhebt sich die peripherische Blütenachsenzone in Form eines Ringwalles oder Bechers, welcher den mittleren Teil der Blütenachse, auf dem die Fruchtblätter entstehen, umgiebt. Auf der Innenwand dieses Bechers sprossen die Staubblattanlagen hervor, in nach unten absteigender Reihenfolge, da der Blütenachsenbecher mit einem interkalaren Vegetationspunkt wächst. Die Zahl der Staubblattanlagen ist nun eine sehr variable, nicht nur bei den verschiedenen Gattungen und Arten, sondern auch bei ein und derselben Art, je nach der Größe der Staubblattanlagen und je nach den Wachstumsverhältnissen des Blütenbodens kurz vor ihrer Entstehung. Es steigt die Zahl der Staubblattanlagen, wenn entweder ihre Größe abnimmt oder die Blütenbodenzone, auf der sie entstehen, kurz vor ihrer Anlage an Größe zunimmt. Je nach dem früheren oder späteren Eintreffen eines der beiden genannten Faktoren erhält man zunächst entweder fünf mit den Blumenblättern alternierende Staubblattanlagen, oder es treten sofort nach dem fünfzähligen Blumenblattkreise zehn Staubblätter auf.

---

[1]) GOEBEL, Beitr. zur Morphol. und Physiol. des Blattes. Bot. Zeit., 1882, p. 353 ff.

Ersteres ist der Fall in der Gattung Agrimonia. Nach Anlegung der fünf Petala treten fünf auffallend große, mit ihnen alternierende Staubblattanlagen auf, welche den Raum zwischen den fünf Blumenblattanlagen ausfüllen. Während nun bei Agr. pilosa auf den ersten fünfzähligen Staubblattkreis ein zweiter, mit ihm alternierender folgt (der aber häufig unvollständig ausgebildet ist), nimmt bei anderen Arten derselben Gattung die Größe der Staubblattanlagen nach Anlegung des ersten Wirtels derselben ab, und auf den ersten fünfzähligen Staubblattkreis folgt ein zweiter, zehnzähliger. Die Glieder desselben schließen sich paarweise denen des ersten an. Wie a. a. O. näher nachgewiesen ist, läßt sich dies Verhalten nicht auf „Dédoublement" zurückführen[1]). Es findet dabei ein Schwanken in der Zahl der Staubblätter statt: Agr. Eupatoria z. B. besitzt Blüten, welche zwanzig, und solche, die nur fünf Staubblätter besitzen, und in zahlreichen Fällen schwankt die Anzahl der Staubblätter zwischen diesen Extremen. Es richtet sich dieselbe offenbar nach Ernährungsverhältnissen, wir haben keinen Grund, die vollständigst ausgestatteten Blüten als die typischen, d. h. also phylogenetisch älteren zu betrachten, wie das auch der Vergleich mit anderen Arten zeigt, sondern können aus dem Angeführten nur schließen, daß hier eine Konstanz in den Zahlen der Staubblätter von Anfang an nicht geherrscht hat.

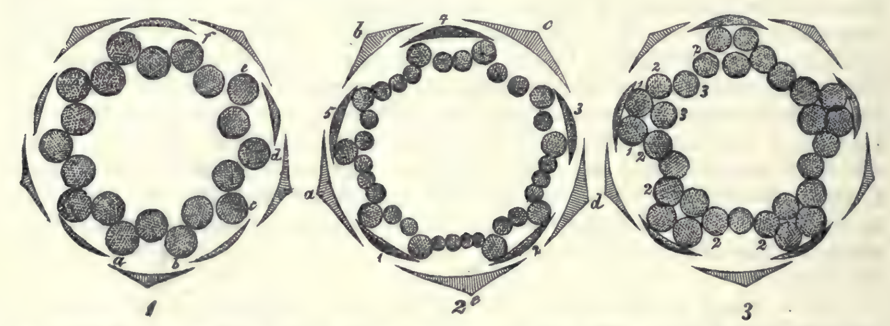


Fig. 477. Diagramme für die Staubblattanordnung einiger Rosaceen. *1* Potentilla-Arten, *2* Rubus Idaeus (nur die äußeren Staubblätter gezeichnet), *3* Potentilla fruticosa.

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei anderen Rosaceen, nur tritt hier die Größenabnahme der Organe und dementsprechend die Vermehrung in der Anzahl der Staubblätter schon im ersten Staminalkreise ein. Wir sehen also auf die fünf Petala zehn Staubblätter folgen (Fig. 477), die im allgemeinen so verteilt sind, daß zwischen je zweien beim Auftreten derselben die gleiche Entfernung besteht. Diese Raumverhältnisse bleiben so bei einer Anzahl von Fällen, z. B. vielen Potentillen; mit dem ersten zehnzähligen Staubblattkreis alterniert ein zweiter, in manchen Fällen noch ein dritter zehnzähliger. Anders bei Rubus, von welchem Rubus Idaeus als Beispiel erwähnt sein mag. Auch hier haben die ersten zehn Staubblätter bei ihrer Entstehung annähernd alle gleichen Abstand voneinander. Sehr früh aber wird diese Anordnung verändert, indem die vor den Kelchblättern gelegenen Zonen des Blütenbodens ein beträchtliches Wachstum erfahren, so daß der Abstand der Staubblätter hier beträchtlich größer wird, als vor den Blumenblättern. Je nach der Ausgiebigkeit dieses Wachs-

[1]) Vgl. darüber weiter unten.

tums findet man selten eine, gewöhnlich zwei Staubblattanlagen vor den Kelchblättern auftreten. Auch diese können durch weiteres Wachstum der Blütenzone wieder auseinandergerückt werden, und dann werden zwischen ihnen alsbald weitere Staubblätter eingeschaltet, gewöhnlich eines, je nach der Größe des Raumes und der Staubblattanlagen auch zwei. Dabei ist, wie das Diagramm Fig. 477, *2* zeigt, nicht einmal innerhalb ein und derselben Blüte die Gleichmäßigkeit gewahrt. Auch vor jedem Kronenblatt treten zwei, selten nur ein Staubblatt auf, meist gleichzeitig, oft aber auch eines derselben früher und etwas höher, als das andere, so daß zur Annahme eines Dédoublement hier nicht geschritten werden kann. Die weiteren Staubblattanlagen stellen sich dann in die Lücken der vorhandenen. Bei anderen Rosaceen (betreffs welcher ich auf die citierte Abhandlung verweise) finden ähnliche Schwankungen in der Zahl der Staubblattanlagen je nach den Raumverhältnissen statt, von Interesse ist dabei, daß Stellungsverhältnisse, die bei der einen Form gelegentlich auftauchen, bei anderen nahezu konstant vorkommen. So finden wir z. B. bei Potentilla nepalensis gelegentlich zwei Staubblattanlagen statt einer vor einem Kronenblatt, ein Verhältnis, welches bei Rubus dann fast konstant sich findet. Ganz ähnliche Stellungsverhältnisse wie die Staubblätter der Rosaceenblüten zeigen übrigens auch andere Organanlagen: so die Stacheln, welche auf der Außenseite der Agrimonia-Receptacula stehen, die Pappuskörper mancher Compositen u. a. und ebenso fand ich es im Androeceum einer Anzahl von Blüten aus anderen Familien, so bei Mimoseen, einigen Anonaceen, Clematis, Papaveraceen. Von letzteren sei noch ein Beispiel angeführt. In Fig. 478 *II* und *III* sind zwei Blütenquerschnitte von Eschscholzia californica abgebildet; es sind zahlreiche Staubblätter vorhanden, deren Konnektiv später auf der Innenseite eine stark konvexe Krümmung zeigt, so daß „extrorse" Stellung zustande kommt. Die Zahl der Staubblätter ist keine konstante, wie dies ja auch für die Rosaceen oben hervorgehoben wurde, es sind bei *I* 28, *II* 31, bei *III* 29. Wie diese sich anordnen, zeigt die in Fig. 478 *I* abgebildete jüngere Blütenknospe. Auf den aus zwei Blättern bestehenden Kelch folgt die aus zwei zweizähligen Blattkreisen bestehende Blumenkrone *p*, *p*, deren Blätter sich mit breiter Basis der Blütenachse ansetzen. Mit diesen vier Blättern alterniert ein vierzähliger Staubblattkreis [1]) (dessen Glieder mit *1* bezeichnet sind). Betrachtet man nun die Gestalt der Blütenknospe, so sieht man, daß sie nicht kreisförmigen, sondern quer-ovalen Querschnitt hat, die schmäleren Seiten sind den Vorblättern (*a*, *b*) zugekehrt. Demgemäß ist also auf den Breitseiten [2]) für die mit schmaler Basis dem Blütenboden eingefügten Staubblätter mehr Raum vorhanden, und thatsächlich treten hier zwei, auf den Schmalseiten nur ein Staubblatt auf. Auf den vierzähligen Blattkreis folgt also ein sechszähliger (*2*), und ihm reihen sich zwei weitere sechszählige an, bis endlich der Rest des Blütenbodens von den zwei Fruchtblättern aufgebraucht wird. Bei der in Fig. 478 *II* abgebildeten Blüte ist der letzte Blattwirtel nicht mehr vollständig. Bei anderen Papaveraceen sind die Verhältnisse ähnlich [3]); bei

---

[1]) Es ist ein nicht seltener Fall, daß die Änderung der Zahlenverhältnisse in cyklischen Blüten nicht sofort, sondern allmählich eintritt. So sehen wir auch beim ersten Staubblattwirtel noch die Vierzahl.

[2]) Damit hängt hier wohl auch die transversale Stellung der Fruchtblätter zusammen, während sonst, wenn zwei Fruchtblätter vorhanden sind, dieselben gewöhnlich median stehen.

[3]) Ich habe schon in Vergl. Entwicklungsgesch., p. 300, darauf hingewiesen, daß auch bei den Cruciferen, wo gewöhnlich die zwei Paare längerer Staubblätter als aus Verdopplung je zweier Anlagen entstanden betrachtet werden, die Analogie mit den Papaveraceen für die

Bocconia finde ich die cyklische Anordnung der Staubblätter ziemlich verwischt. Die angeführten Beispiele zeigen, daß zwischen der Zahl der Staubblätter und den Raumverhältnissen in der Blütenanlage eine Beziehung besteht, welche uns verständlich erscheinen läßt, weshalb hier Änderungen in der Zahl der einzelnen Wirtel vorkommen. Die alte Morphologie hat sich in derartigen Fällen viel einfacher geholfen, nämlich durch ein Wort „dédoublement". Da selbst in den neuesten Lehrbüchern[1]) dieser Begriff noch zur „Erklärung" verwendet wird, so möchte ich das vor 20 Jahren darüber Gesagte wiederholen.

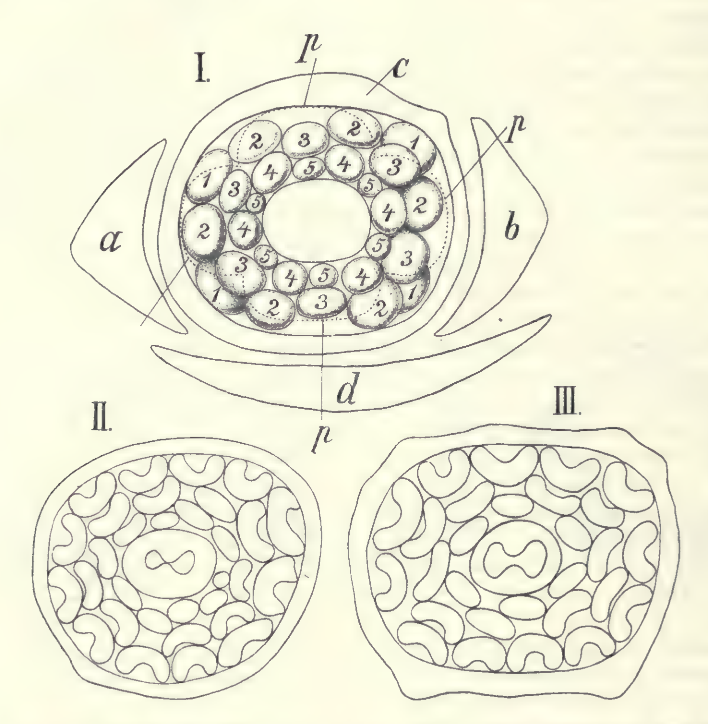


Fig. 478. Querschnitte durch Blütenknospen von Eschscholzia californica. Bei *I* die zwei Fruchtblätter weggeschnitten. Es sind sichtbar das Deckblatt *d*, die beiden Vorblätter *a* u. *b*, punktiert die vier Blumenblätter, sodann ein vierzähliger und vier sechszählige Staubblattwirtel, Bei *II* u. *III* sind die Antheren durch die nach innen konvexe Krümmung des Konnektivs fast alle schon stark extrors geworden. Bei *II* 32, bei *III* 29 Staubblätter.

Der Urheber der Dédoublementstheorie ist MOQUIN-TANDON, oder vielmehr, wie derselbe in seinem „Essai sur les dédoublements ou multiplication des végétaux", Paris u. Montpellier 1826, hervorhebt, DUNAL. Später wurde

Selbständigkeit jedes Staubblattes spreche. Thatsächlich liegen die Raumverhältnisse hier ganz ähnlich, vor den Breitseiten des Fruchtknotens ist mehr Platz als vor den Schmalseiten.

[1]) In dem STRASBURGER-NOLL-SCHENCK-SCHIMPER'schen Lehrbuch, 4. Aufl., wird gesagt, daß bei den Rhoeadinen (zu denen die Papaveraceen gehören) das Androeceum infolge „Spaltung seiner Glieder" häufig aus mehr als zwei Wirteln bestehe (p. 469), und daß auch bei den Rosaceen (p. 501) „phylogenetisch" eine Spaltung der Quirle und Einzelglieder des Androeceums stattgefunden habe. Beide Angaben entsprechen nicht etwa Thatsachen, sondern Hypothesen, die längst als unhaltbar erwiesen sind. Auch die a. a. O. Fig. 572, 4 und 573, wiedergegebenen Diagramme sind unrichtig.

derselbe Begriff als Chorise bezeichnet, ein Name, der ebenfalls von DUNAL herrührt, welcher auch der Autor des Ausdruckes Carpell ist (vgl. über diese Terminologie: MOQUIN-TANDON, Éléments de tératologie végétale, Paris 1841, p. 335 ff.). Die deutschen Autoren unterscheiden zwischen „Spaltung“ (im engeren Sinne) und eigentlichem Dédoublement oder Chorise: wenn die aus einem gemeinsamen Primordium hervorgegangenen Teile als Hälften eines Ganzen erscheinen, so spricht man von Spaltung, hat jedes derselben die Beschaffenheit eines ganzen Blattorganes, von Dédoublement oder Chorise [1]). — Die ursprüngliche Definition MOQUIN-TANDON's lautete (a. a. O. p. 8): „ainsi lorsqu'à la place d'une étamine, qui existe ordinairement dans une symmétrie organique [2]), on trouve plusieurs étamines, celles-ci sont plusieurs par dédoublement ou par multiplication.“ Haben wir nun ein Recht zu einer solchen Annahme? — Sie beruht zunächst rein auf einer Vergleichung. Man kann ebenso gut sagen, wenn eine Frau Zwillinge gebiert, so ist das ein Dédoublement, weil man dann an Stelle eines Kindes zwei vorfindet. Es fragt sich aber, wenn der Ausdruck einen greifbaren Sinn haben soll: sind die Zwillinge entstanden durch Spaltung einer Embryonalanlage oder durch Befruchtung und Weiterentwicklung zweier unabhängig voneinander entstandener Eier? Es ist klar, daß nur die Entwicklungsgeschichte und der Vergleich mit verwandten Formen darüber Auskunft geben kann, welches der wirkliche Vorgang ist. Unter Dédoublement versteht MOQUIN-TANDON auch die Fälle, in denen man später von verzweigten Staubblättern sprach, z. B. Hypericum; übrigens zählt er zu den Fällen, in welchen Dédoublement stattfinde, auch die Ranunculaceen, Anonaceen, überhaupt alle Pflanzen mit vielen Staubblättern. Dasjenige Dédoublement, welches dem heutzutage mit diesem Worte verbundenen Sinne entspricht, ist das „dédoublement complet mais simple“, die durch Dédoublement entstandenen Organe stehen dabei entweder auf einer Linie nebeneinander oder stehen in mehreren Phalangen um das Gynaeceum wie bei Hypericum. Ersteres ist z. B. der Fall bei Alisma Plantago: „six étamines opposées deux à deux à chacun des trois pétales et produites par le dédoublement de trois étamines chacun à deux“. Untersuchen wir nun aber diesen Fall genauer, so zeigt die Entwicklungsgeschichte [3]) keineswegs, daß zwei Staubblattanlagen aus Spaltung einer ursprünglich einfachen hervorgegangen sind, sondern im Gegenteil, daß die beiden angeblichen Spaltstücke vollständig voneinander getrennt, und zwar durch eine Ecke des Blütenbodens voneinander gesondert, entstehen. Ja, sagt man, dann ist das Dédoublement eben „kongenital“. Mit anderen Worten, wir beruhigen uns über die Thatsache, daß an Stelle einer Organanlage zwei vollständig unabhängige entstehen, damit, daß wir diese Thatsache mit zwei Worten umschreiben, die auch nichts weiter besagen, als daß von einer Spaltung resp. Verzweigung von Anfang an nichts zu sehen ist, aber von manchen für eine „Erklärung“ angesehen werden. Wer konsequenter ist, erklärt, daß das „kongenitale Dédoublement“ denn doch ein wirkliches sein könne, da unsere Untersuchungsmethoden, was ja gewiß richtig ist, unvollkommen seien, und die Spaltung sehr früh stattfinde. In vielen Fällen ist aber, wie sich aus der ganzen Konfiguration der betreffenden Blüten, auch z. B. der von Alisma, sowie der oben angeführten Rosifloren und Papaveraceen, ergiebt, dieser

---

[1]) Vgl. z. B. EICHLER, Blütendiagramme, I., p. 5.

[2]) Darunter versteht er mit DE CANDOLLE das, was man jetzt mit den Ausdrücken „Bauplan, Typus“ etc. bezeichnet.

[3]) Vgl. BUCHENAU, Über die Blütenentwicklung von Alisma und Butomus. Flora, 1857, p. 241. — GOEBEL, Beiträge etc. Bot. Zeitung 1882.

Einwand ganz unstichhaltig, und zudem ist die allgemeine Anschauung, aus der er geflossen ist, keine solche, die uns veranlassen könnte, sie um allen Preis festzuhalten. Es ließ sich für eine Anzahl von Fällen zeigen, daß der Ersatz eines Staubblattes durch zwei oder mehr durchaus nicht auf Spaltung beruht, sondern zusammenhängt mit Wachstumsverhältnissen des Blütenbodens und Schwankungen in der Größe der Organanlagen. Eine „Erklärung“ ist auch hiermit nicht geliefert, sondern nur eine der Bedingungen oder begleitenden Umstände klargelegt[1]), unter denen die betreffende Erscheinung auftritt; eine Erklärung besitzen wir über die Ursachen derartiger Wachstumsverhältnisse überhaupt nicht, auch die Thatsache, daß gewöhnlich Alternation stattfindet, ist nur eine Erfahrungsthatsache, für welche wir keine kausale, sondern höchstens teleologische Beziehungen anführen können. Daß eine Spaltung und Verzweigung von Staubblattanlagen vorkommt, soll nicht geleugnet werden; haben wir ja doch bei den Sporophyllen der Farne gesehen, daß auch sie sich oft reicher verzweigen, als die Laubblätter. Aber zweifellos ist, daß die vergleichende Morphologie mit diesem Begriff vielfach Mißbrauch getrieben hat. In neuerer Zeit beginnt aber selbst im Lager derselben sich eine Reaktion geltend zu machen, die sich den von mir früher vertretenen (von den „Morphologen“ natürlich ignorierten) Anschauungen nähert, eine Reaktion, die zu dem unten zu erörternden Begriff des „negativen Dédoublements“ geführt hat. Zunächst sei indes die Frage nach dem Vorkommen von Verzweigung resp. Spaltung von Staubblättern und Fruchtblättern allgemeiner erörtert.

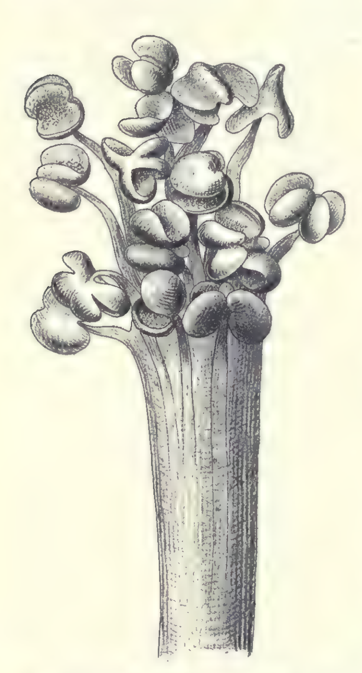


Fig. 479. Staubblattphalange von Hypericum aegyptiacum L. (= H. heterostylum PARL). 20fach vergrößert.

Es sei ausgegangen von einem speciellen Falle. In den Blüten von Hypericum aegyptiacum sind die Staubblätter in Bündel angeordnet, wie dies in Fig. 479 abgebildet ist. Eine Anzahl von vollständigen Staubblättern entspringen hier einem flachen gemeinsamen Träger und zwar auf der Außenseite und am Rande. Dieses Gebilde hat man aus folgenden Gründen für e i n verzweigtes Blatt erklärt: 1) Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß jedes Bündel aus einem besonders abgegrenzten Teil der Blütenachse entsteht, auf welchem die Staubblattanlagen sich bilden. 2) Dies geschieht in absteigender Reihenfolge, eine Anordnung, welche in der „vergleichenden“ Morphologie zwar für die Teile eines Blattes, nicht aber

[1]) Wenn wir in einer Blüte sehen, daß Organanlagen da in größerer Zahl auftreten, wo am Blütenvegetationspunkt mehr Platz ist, so ist damit keineswegs gesagt, daß die Raumverhältnisse für die Zahlenverhältnisse bedingend sind, gerade so gut kann man annehmen, daß dort mehr Platz geschaffen wird, wo der Blütenvegetationspunkt zur Bildung von Organanlagen am meisten disponiert ist. Um irgend welche „mechanische“ Erklärung handelt es sich also bei derartigen Beziehungen nicht.

für die Anlegung von Blättern an einem Sproß erlaubt wird. Demgegenüber habe ich früher [1]) hervorgehoben, daß die Vergleichung der verschiedenen Blütenformen und ihrer Entwicklung eine andere Auffassung nahelege, nämlich die Ableitung von einer Blüte, welche zahlreiche Staubblätter gleichmäßig an der Blütenachse verteilt in absteigender Reihenfolge bildet (vgl. p. 35). Solche Formen finden sich unter den Hypericaceen; bei Brathys prolifica (Payer, a. a. O., Taf. 1, Fig. 19—25) ist der Vorgang der, daß die Blütenachse ebenfalls fünf über den Petalis stehende, durch Vertiefungen voneinander getrennte Primordien bildet, allein die Staubblätter treten auf jenen Erhöhungen der Blütenachse zwar vorzugsweise, d. h. zuerst, aber nicht ausschließlich auf, sondern auch in den Thälern der Blütenachse findet Staubblattbildung statt. Und Ähnliches gilt z. B. für die Loasaceen. Demgemäß können wir jene „Primordien" auch anders, d. h. nicht als Staubblattanlagen betrachten, die dann auf ihrem Rücken Auszweigungen, die zu Teilstaubblättern werden, produzieren, sondern bezeichnen sie nur als Stellen der Blütenachse, an denen die Staubblattbildung bei manchen Hypericaceen lokalisiert ist, und zwar bei Formen, die wir solchen wie Brathys gegenüber als verarmte bezeichnen können, da bei Brathys die ganze Blütenachse noch mit Staubblättern bedeckt ist. Bei den Hypericumarten, bei welchen fünf solcher „Primordien" vorhanden sind, zeigt sich diese Entstehungsweise bei der fertigen Blüte meist nur darin, daß die Staubblätter in fünf Gruppen zusammenstehen, bei Hyp. aegyptiacum wachsen die Primordien zu langen Trägern aus. Wie man sieht, unterscheiden sich die beiden Auffassungen durch ihren Ausgangspunkt; die alte geht von einem fünfzähligen, die andere [2]) von einem vielzähligen Androeceum aus, das sich in einzelnen Gruppen sondert, eine Sonderung, die schon frühzeitig durch eine Parzellierung der Blütenachse sich ausspricht und mit einer Verkümmerung der zwischen den „Primordien" liegenden Staubblattanlagen verbunden ist. Mir scheint, daß die letztgenannte Auffassung uns ein besseres Bild der Thatsachen [3]) giebt, und ich sehe, wie schon a. a. O. bemerkt, kein Bedenken, sie auch auf Loasaceen, Myrtaceen u. a. auszudehnen. Selbstverständlich kann nur die sorgfältige Vergleichung innerhalb eines Verwandtschaftskreises in jedem Falle zeigen, welche Auffassung die näher liegende ist.

Was das „Dédoublement" anbelangt, so ist z. B. wohl möglich, daß in manchen Fällen eine vollständige Spaltung der Staubblattanlagen eintritt, denn für eine unvollständige giebt es sicher konstatierte Beispiele. In den Blüten von Adoxa z. B. sind (in den fünfzähligen Seitenblüten) scheinbar zehn Staubblätter vorhanden, welche paarweise mit den Kronenblättern alternieren, allein nur einfächerige (im reifen Zustand) Antheren besitzen. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß hier in der That eine Spaltung ursprünglich einfacher Staubblattanlagen vorliegt (Payer, Taf. 86),

---

[1]) Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes, Botan. Zeitung 1882, p. 574 ff.; Vgl. Entwicklungsgeschichte, p. 302.

[2]) Ihr haben sich neuerdings mehrere Autoren angeschlossen, übrigens ohne Erwähnung der oben citierten Ausführungen von 1882 und 1883.

[3]) Schumann (Beitr. zur vergl. Blütenmorphologie, Jahrb. für wissensch. Bot., XVIII, p. 151) meint, notwendig sei meine Deutung nicht. Dem stimme ich zu. Es handelt sich bei jeder Deutung oder Theorie nur darum, welche davon nach dem jeweiligen Stand unserer Kenntnisse uns das befriedigendste Bild der Erscheinungen giebt. — Was die Ursache der Parzellierung des Blütenbodens anbelangt, so ist mir wahrscheinlich, daß die Dreizahl der Primordien mancher Hypericumarten mit der Dreizahl der Fruchtblätter in Beziehung steht. Es braucht diese Beziehung keine bloß räumliche zu sein, es können auch ernährungsphysiologische Differenzen in Betracht kommen.

jede Hälfte entwickelt sich gewissermaßen zu einem halben, nur eine Theca besitzenden Staubblatt. Und Ähnliches wissen wir noch von einer Anzahl anderer Fälle, z. B. den Malvaceen, wo jedes einzelne Staubblatt sich ebenfalls in zwei, einfächerige Antheren bildende Hälften spaltet, anderer Beispiele nicht zu gedenken.

Daran ließen sich anknüpfen die Fälle, in welchen insofern eine wirkliche Verdoppelung, nicht eine Spaltung stattfindet, als die beiden Hälften zu vollständigen, wie gewöhnlich zweifächerigen Antheren werden. Beispiele dafür bieten PAYER's Angaben[1]) für Phytolacca und Rumex. Alternierend mit den Perigonblättern treten bei Phytolacca zunächst einfache Höcker auf, die sich dann in zwei Teile spalten, deren jeder zu einem vollständigen Staubblatt sich entwickelt, und dieser Vorgang wiederholt sich bei Phytolacca icosandra sogar noch einmal bei einem zweiten Staubblattwirtel. Bei Rumex, wo sich das Androeceum aus sechs äußeren und drei inneren Staubblättern zusammensetzt, sind die äußeren aus Spaltung je einer ursprünglich einheitlichen Anlage hervorgegangen. Es bleibe dabei ganz dahingestellt, ob man diesen Vorgang im phylogenetischen Sinne anders auffassen könnte. Besonders deutliche Beispiele für Vermehrung von Blütenorganen durch Spaltung resp. Verzweigung liefern uns die gefüllten Blüten[2]). Spalten resp.

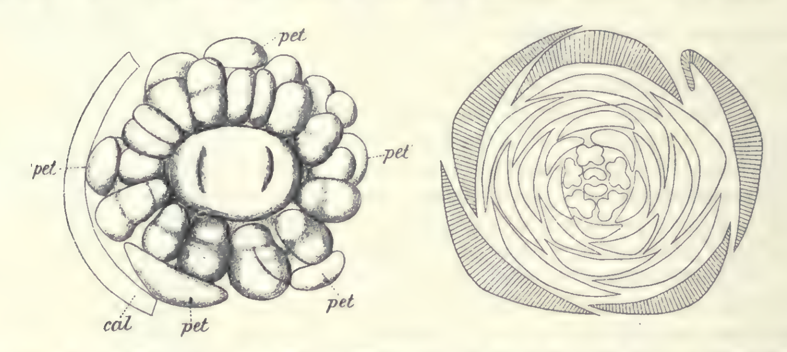


Fig. 480. Links Knospe einer gefüllten Blüte von Dianthus Caryophyllus. *pet* die Blumenblätter. Die 10 Staubblattanlagen furchen sich und erzeugen so eine viel größere Anzahl meist petaloid sich entwickelnder Organe. Rechts Querschnitt durch die Knospe einer gefüllten Blüte von Nerium Oleander: zwischen Kelch und Androeceum befinden sich statt eines fünfblättrigen Corollenkreises deren vier.

verzweigen können sich hier sowohl die Blumenblatt- als die Staubblattanlagen. Ersteres ist der Fall bei einigen Oenothereen (Fuchsia, Clarkia pulchella, letzteres bei Petunia, Primula sinensis, sowie sämtlichen untersuchten Caryophylleen, auch bei Cruciferen). Es ist bekannt, welche große Menge von Blumenblättern bei „gut" gefüllten Gartennelken sich finden (bei einer nicht sehr stark gefüllten Blüte zählte ich 48), diese alle sind mit Ausnahme der fünf normal vorhandenen Petala aus Spaltung der zehn Staubblattanlagen hervorgegangen. Diese Spaltung erfolgt nach verschiedenen Richtungen hin und je nach der Stärke der Füllung in stärkerem oder schwächerem Grade. Bei schwach gefüllten Blüten von Dianthus barbatus z. B. findet kein Dédoublement statt: die äußeren Staubblätter wandeln sich in Petala um, die anderen zeigen Mittelstufen zwischen Staub- und Blumenblatt. Bei stärker gefüllten Blüten dagegen tritt die erwähnte Spaltung ein (Fig. 480).

---

[1]) Vgl. auch SCHUMANN, a. a. O. p. 336.

[2]) Vgl. GOEBEL, Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. PRINGSH. Jahrb., XVII, p. 207 ff.

Es ist nicht einzusehen, weshalb ein solcher Vorgang nicht auch bei der „normalen“ Entwicklung von Blüten vorkommen sollte, warum also die Zahl der Staubblätter in den Blüten nicht steigen sollte, während wir gewöhnlich nur eine Reduktion derselben anzunehmen geneigt sind. Wir sind stets allzusehr bereit, die in der Natur vorkommenden Gestaltungsvorgänge auf „einheitliche“ Schemata zu reduzieren, weil diese uns die Orientierung in der Mannigfaltigkeit erleichtern, und vergessen, daß der Natur, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, viele Wege zur Erreichung eines „Zieles“ zu Gebote stehen, von denen sie den in dem betreffenden Falle gangbarsten wählt. Dafür bieten gerade die gefüllten Blüten ein lehrreiches Beispiel. Wir sehen, daß hier die Überzahl der Blumenblätter auf sehr verschiedene Weise zustande kommen kann: durch Umwandlung der in der normalen Blüte anderen Zwecken dienstbaren Organe (besonders häufig der Staubblätter, seltener auch der Fruchtblätter) in Blumenblätter, durch Spaltung resp. Verzweigung dieser Organanlagen (wie in den oben erwähnten Fällen) und petaloïde Ausbildung der so neu gewonnenen Anlagen, oder durch Bildung von Organanlagen, die in der normalen Blüte gar nicht vorhanden waren, z. B. durch Entstehung neuer Wirtel in cyklischen Blüten[1]). Diese Thatsachen zeigen uns zugleich, daß die innere Beschaffenheit des Blütenvegetationspunktes maßgebend ist für die Organbildung. Wenn der Vegetationspunkt dazu „induziert“ ist, mehr Blumenblätter als sonst hervorzubringen, so bietet er für diese auch die nötigen Entwicklungsbedingungen. Er ist es also, in welchem die Veränderungen zunächst vor sich gehen. Solche Erwägungen werden uns von vornherein skeptisch gegen grob mechanische Vorstellungen machen, wie sie in der Morphologie zu „Erklärungen“ mehrfach herangezogen worden sind.

Auch bei Fruchtblättern kann die Zahl durch Verzweigung steigen. So bei einer Anzahl Malvaceen. Bei Kitaibelia vitifolia fand Payer[2]) fünf Fruchtblattanlagen, aus denen durch Verzweigung (und „falsche“ Scheidewandbildung) zahlreiche einsamige Fruchtknotenfächer hervorgehen, bei Malva u. a. treten die zahlreichen Fruchtblätter von Anfang an getrennt auf. Jedenfalls ist bei den Fruchtblättern dieser Vorgang ein ganz vereinzelter, er steht hier mit der Entwicklung von einsamigen Teilfrüchten an Stelle von Kapseln im Zusammenhang. Viel häufiger ist, wie unten noch zu erwähnen sein wird, die Verringerung der Fruchtblattzahl.

Die Zahlenverhältnisse in der Blüte sind in weitaus den meisten Fällen durch „innere“ Ursachen bestimmt, und bei den Variationen derselben läßt sich eine Einwirkung äußerer Faktoren meist nicht nachweisen. Doch wurde oben schon für einige Rosaceen angeführt, daß die Zahl der Staubblätter offenbar von Ernährungsverhältnissen abhängig ist, und Ähnliches scheint auch sonst vorzukommen. So sind die ersten Blüten einiger Caryophylleen sechszählig, die folgenden fünfzählig, die Endblüten der Cymen von Ruta graveolens fünfzählig, die anderen vierzählig; auch bei Lythrum Salicaria kommt Ähnliches vor. Ein ferneres Beispiel bieten die Fruchtblätter von Nigella damascena. „Normal“ d. h. bei kräftig ernährten Blüten

[1]) Beispiele a. a. O. Vgl. auch Fig. 480 *II*. Besonders hervorzuheben ist auch die Thatsache, daß Blumenblattanlagen, die in der „normalen“ Blüte verkümmern, in gefüllten Blüten sich ausbilden. Dies wurde a. a. O. für Delphinium nachgewiesen, es ist dieser Fall ein Beispiel dafür, daß „latente“ Anlagen durch bestimmte Reize zur Entfaltung gebracht werden können. Nicht immer aber sind latente Anlagen Reste solcher, die früher entwickelt waren, dies zeigt eben das Verhalten anderer gefüllter Blüten.

[2]) a. a. O. T. 8. Ich habe mich von der Richtigkeit der Abbildungen durch Untersuchung von Kitaibelia vitifolia überzeugt.

sind es deren fünf. Bei später gebildeten Blüten fand ich teils vier, teils drei, letztere Zahl ist die normale bei der verwandten Gattung Aconitum. Es ist von Interesse, auf solche Fälle aufmerksam zu machen, weil sie uns zu der Vermutung berechtigen, daß, was bei der einen Pflanze direkt durch äußere Bedingungen veranlaßt wird, bei einer verwandten (eigentlich nach demselben „Typus“ gebauten) durch die innere Ökonomie von vornherein bestimmt wird; derartige Fälle werden vielleicht die Handhabe bieten, um in die Kenntnis der Faktoren, welche die Zahlenverhältnisse in den Blüten bedingen, weiter durch experimentelle Forschung einzudringen.

b) Änderung der Zahlenverhältnisse durch Verschmelzung.

In den oben erwähnten Fällen handelte es sich um ein Auftreten höherer Zahlen in den Blütenwirteln, als man sie nach den zunächst auftretenden erwartet haben würde. Demgegenüber stehen die Fälle, wo eine Verringerung eintritt. Es handelt sich dabei nicht um das Fehlschlagen einzelner Blattorgane der Blüte, sondern um eine Veränderung der Zahlenverhältnisse durch Verschmelzung, die in verschiedenen Stadien auftreten kann: von der gesonderten Anlegung zweier Blattgebilde an bis zum Auftreten eines einzigen, an Stelle von zweien, eine Erscheinung, für die wir auch bei den Vegetationsorganen Beispiele kennen gelernt haben (vgl. betreffs der Nebenblätter p. 560). In den Blüten zeigt sich diese Erscheinung bei Kelch, Blumenkrone und Anderoeceum. Am bekanntesten und am leichtesten nachweisbar ist sie bei der Blumenkrone. Die der Labiaten ist aus fünf der Anlage nach deutlich gesonderten Blattorganen gebildet, von denen zwei die Oberlippe, drei die Unterlippe liefern. Die beiden ersteren wachsen frühe schon vereint, als ob sie ein einziges Blatt wären [1]), und im fertigen Zustande zeigt dementsprechend die Oberlippe nur eine seichte Ausrandung (z. B. Lamium), oder es ist selbst dieser kaum wahrnehmbar (z. B. Betonica officinalis). Es ist möglich, daß hier die Oberlippe schon von Anfang als ein Blatt erscheint, wenigstens ist es so bei Veronica, wo im fertigen Zustande (abgesehen von dem bei manchen Arten vorhandenen fünften Kelchblatt) nur die bedeutendere Größe des einen Blumenblattes darauf hindeutet, daß es eigentlich als Ersatz für zwei zu betrachten ist. Ebenso wird z. B. die Oberlippe des Kelches von Utricularia niemals dreiteilig angelegt [2]). Die Unterlippe entsteht aus zwei getrennten Primordien, während bei der nahe verwandten Gattung Polypompholyx der Kelch mit fünf Primordien angelegt wird [3]); für die Funktion der betreffenden Organe ist es offenbar ganz gleichgiltig, ob die ursprüngliche Gliederung verwischt wird oder nicht. Ganz Ähnliches kommt im Androeceum vor. Bei den Cucurbitaceen finden wir in den männlichen Blüten bei vielen scheinbar drei Staubblätter, zwei vollständige (d. h. mit je vier Pollensäcken versehene) und ein halbes. Die vergleichende Betrachtung zeigt, daß wir von einem aus fünf (halben) Staubblättern bestehenden Androeceum auszugehen haben, wie es z. B. bei Fevillea sich findet (Fig. 481 *A*). Bei Thladiantha (Fig. 481 *B*) sind vier

[1]) Ich habe in der „Vergl. Entwicklungsgesch.“ darauf hingewiesen, daß diese Vereinigung damit im Zusammenhang steht, daß das fünfte Staubblatt (welches vor die Oberlippe fallen würde) spurlos verschwunden ist, und die übrigen vier Staubblätter sich in einen vierzähligen Quirl mit annähernd gleichen Abständen anordnen. Dies dürfte auf die Ausbildung der Krone, d. h. auf die Verschmelzung der beiden oberen Blätter zurückgewirkt haben.

[2]) Nach Buchenau, Morphol. Studien an deutschen Lentibularieen. Bot. Zeit., 1865, p. 94.

[3]) Vgl. F. X. Lang, Flora, 88. Bd. (1901), p. 167.

einander paarweise genähert, bei Sicydium sind die Filamente dieser Paare miteinander auf größere oder kleinere Entfernung „verwachsen", bei Bryonia sind nur die Antheren noch frei, bei der Mehrzahl der Cucurbitaceen sind auch diese verschmolzen, und bei Formen wie Sechium (Fig. 481 *F*), ergreift die Verwachsung alle fünf Staubblätter, die Antheren sind aber voneinander getrennt. Bei Cyclanthera finden wir in der Mitte der Blüte ein Gebilde, das mit zwei ringsum verlaufenden Pollensäcken versehen ist, und das ontogenetisch keine Spur mehr davon zeigt, daß es an Stelle von fünf miteinander verschmolzenen Staubblättern getreten ist.

Das angeführte Beispiel ist aus verschiedenen Gründen von Interesse, denn mit der Aufstellung der erwähnten Reihe gehen die Probleme erst an. Diejenigen, welche behaupten, daß alle „morphologischen" Merkmale

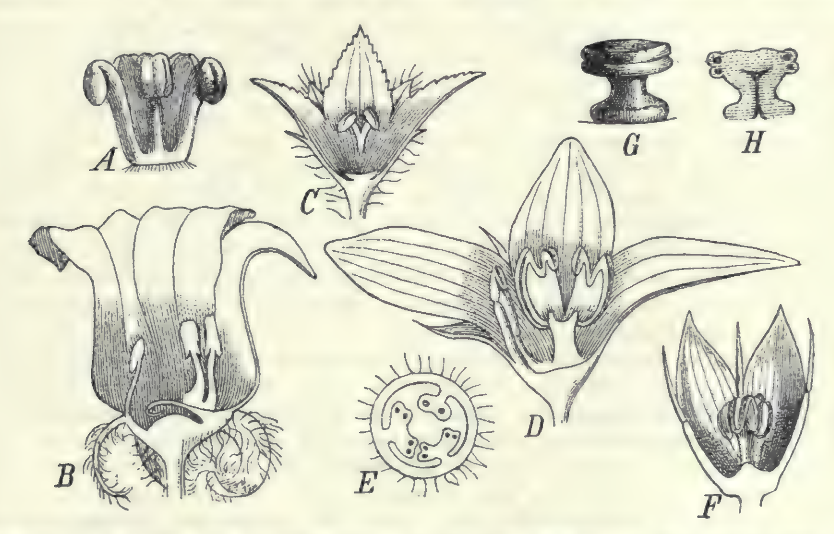


Fig. 481. Androeceen von Cucurbitaceen. *A* Fevillea trilobata, 5 freie Staubblätter mit je zwei (sich selbständig öffnenden) Mikrosporangien. *B* Thladiantha dubia, halbierte männliche Blüte, von den 5 Staubblättern sind je zwei einander paarweise genähert, eines bleibt einzeln. *C* Sicydium gracile, ein Staubblattpaar sichtbar, die Filamente hängen unten zusammen. *D* Bryonia dioica, Filamente der Paare ganz verschmolzen. *E* Querschnitt durch die Blumenkrone und die Antheren. *F* Sechium edule, die 5 Staubblätter verwachsen. *G* und *H* „Synandrium" von Cyclanthera pedata in Außenansicht und Längsschnitt. (Nach E. G. O. MÜLLER und Flora brasil. aus PAX, Morphologie.)

Anpassungsmerkmale seien, finden in der Cucurbitaceenblüte ein „hic Rhodus, hic salta"! Für die, welche (wie der Verf.) diese Auffassung nicht teilen, erhebt sich die Frage, ob für die sonderbare „Verwachsung" ein sonstiges veranlassendes Moment gegeben ist.

Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nach dieser Richtung sind mir nicht bekannt, es scheint mir aber sehr wahrscheinlich, daß die (durch „Verwachsung") erreichte Dreizahl der Staubblätter in Beziehung steht zur Dreizahl der Fruchtblätter, deren Rudimente (die bei Cucurbita z. B. ziemliche Größe in der fertigen Blüte erreichen) sind auch bei den männlichen Blüten vorhanden. Einen analogen Vorgang wie bei den Cucurbitaceen findet man übrigens bei Hypecoum[1]). Es ist kaum nötig, zu bemerken, daß dieser „Verwachsungs"-Prozeß in verschiedener

[1]) Vgl. PAYER a. a. O.; EICHLER, Über den Blütenbau der Fumariaceen.

Weise vor sich gehen kann (entsprechend dem früher [p. 45] gegebenen allgemeinen Schema). Es können also z. B. Staubblattanlagen nahe zusammenrücken, so sehr, daß sie sich als einheitliche Anlage darstellen (vgl. Fig. 22, *III*) und in späteren Stadien dann getrennt auswachsen. Celakovsky hat einen derartgen Vorgang neuerdings mit dem — meiner Ansicht nach nicht eben glücklichen — Ausdruck „negatives Dédoublement" bezeichnet.

c) Unterbleiben der Streckung der Blütenachse bei verhältnismäßig kleiner Oberfläche derselben.

Hiermit dürfte zusammenhängen, daß so häufig auch bei Pflanzen mit zerstreuter Blattanordnung an vegetativen Sprossen die Blüten wirtelige Stellung ihrer Blattorgane zeigen. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß es zwar bei Laubblättern vorteilhaft sein kann[1]), wenn sie in allmählicher Reihenfolge (ihrer „spiraligen" Anwendung entsprechend) sich entfalten, daß aber die einzelnen Blätter, welche z. B. die Blumenkrone bilden, gleichzeitig in Funktion treten, und so auch eine gleichzeitige Entstehung derselben verständlich erscheint. Nicht immer ist dabei die „Alternanz" der Wirtel innegehalten. Vom teleologischen Standpunkte aus ist dies leicht verständlich. Die Alternanz der Laubblätter sichert diesen eine zweckmäßige Verteilung ohne gegenseitige Deckung (vgl. p. 625), bei den nicht assimilierenden Blattgebilden der Blüte kann das nicht in Betracht kommen. Es ist dabei zunächst ohne Belang, ob die opponierte Stellung (z. B. zwischen Blumenblättern und Staubblättern bei Primulaceen) phylogenetisch durch Verkümmerung eines vorausgegangenen Blattkreises zustande gekommen oder eine ursprüngliche ist, es war hier nur hervorzuheben, daß die Verhältnisse anders liegen als beim vegetativen Sproß. Wenn die vergleichende Morphologie z. B. bei den Primulaceen wohl mit Recht die Annahme macht, daß die Stellung der Staubblätter gegenüber den Blumenblättern durch die Verkümmerung eines alternipetalen Staubblattkreises zu „erklären" sei, so ist damit eben nur die historische Seite der Sache in das Auge gefaßt. An und für sich braucht nach dem Obigen eine solche Gegenüberstellung keine Erklärung, wenn die räumlichen Verhältnisse am Blütenvegetationspunkt dafür geeignet sind, ist sie — vom Zweckmäßigkeitsstandpunkte aus — genau ebenso berechtigt, wie die Alternation der Quirle. Schumann hat (a. a. O. p. 479) darauf hingewiesen, daß eine solche Superposition von Staubblättern zu den Blättern der Blütenhülle namentlich dann stattfinde, wenn die letzteren sehr klein sind[2]), und in ihrer Entwicklung hinter der der Staubblätter zunächst zurückbleiben, eine Erscheinung, die früher teilweise zu der Ansicht geführt hat, die Blumenblätter von Primula z. B. entständen als dorsale Auswüchse der Staubblätter, eine Ansicht, die heute wohl kaum mehr Vertreter hat.

d) Begrenztes Wachstum der Blütenachse.

Hiermit stehen zwei Eigentümlichkeiten im Zusammenhang[3]): einmal die Thatsache, daß in der Blüte terminale Blätter nicht selten sind, sodann die, daß die Reihenfolge des Auftretens der Blütenorgane nicht selten von der „akropetalen" beim vegetativen Sprosse abweicht.

---

[1]) Die Entfaltung eines ganzen Blattwirtels stellt — wenn wir von gleich großen Blättern ausgehen — höhere Ansprüche an die Leistungen des Wurzelsystems als die eines einzelnen Blattes, auch sahen wir früher, daß die Sproßachsen hier um eine gegenseitige Beschattung des Blattes zu vermeiden, sich strecken müssen (vgl. p. 626).

[2]) Bei Urticaceen u. a. kommen andere Verhältnisse in Betracht, auf die hier aber nicht näher eingegangen werden kann.

[3]) Vgl. p. 35.

α) „Terminale Blätter“ entstehen dann, wenn der Vegetationspunkt (die embryonale Region des Sprosses) zur Blattbildung ganz aufgebraucht wird, es ist leicht verständlich, daß dies bei einem Sprosse begrenzten Wachstums besonders leicht eintreten wird. Es können sich mehrere Blätter in den Vegetationspunkt gewissermaßen teilen, oder er kann zur Bildung eines einzigen aufgebraucht werden, der Vorgang ist in beiden Fällen im wesentlichen der gleiche. Ersteres ist sehr häufig der Fall bei der Bildung des Gynoeceum, und, wie ich früher hervorhob[1]), ist diese Thatsache für die „Deutung“ des Fruchtknotens besonders wichtig. Ein Beispiel giebt Fig. 482 für Acer. Die Fruchtblätter bilden den Abschluß der

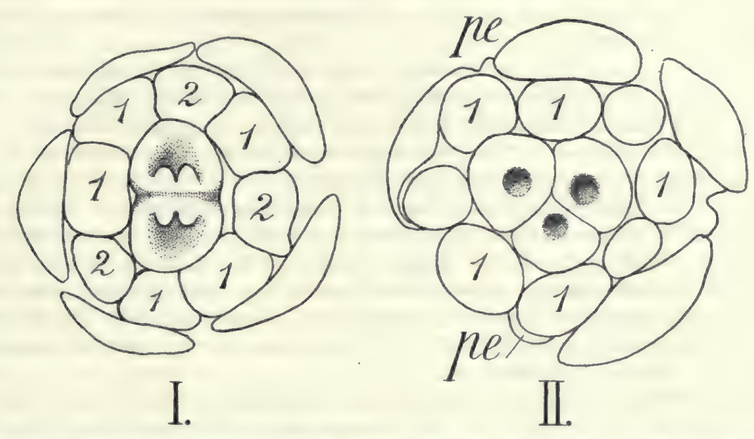


Fig. 482. Acer Pseudoplatanus. Zwei Blütenknospen (*I* mit 2, *II* mit 3 Karpellen, in Oberansicht vergr.). Mit *1* sind die zuerst entstehenden, mit *2* die eingeschalteten Staubblätter bezeichnet.

Blütenknospe. Wir sehen, wie sowohl beim Vorhandensein von zwei als von drei Fruchtblättern das g a n z e A r e a l d e s B l ü t e n v e g e t a t i o n s p u n k t e s f ü r d i e s e a u f g e b r a u c h t w i r d, und was hier für zwei oder drei Blätter gilt, gilt in anderen Fällen für eines. In diesem engeren Sinne terminal an der Blütenachse sind also einzelne an derselben auftretende Staubblätter oder Fruchtblätter, z. B. erstere bei Callitriche, Casuarina, Najas, letztere bei Typha u. a.

β) Die allgemeine Regel für die Entstehungsfolge seitlicher Organe ist, daß sie in progressiver Reihenfolge[2]) entstehen, d. h. die jüngsten stehen der embryonalen Region am nächsten, mag diese nun am Scheitel oder anderswo liegen. Es wurde nun schon früher (p. 35 und 525) darauf hingewiesen, daß bei Organen b e g r e n z t e n W a c h s t u m s häufig der Scheitel in der Entwicklung vorauseilt, während tiefere Zonen noch Neubildungen hervorbringen. Dies tritt auch bei Blüten häufig in die Erscheinung[3]), namentlich die Staubblätter entstehen nicht selten in „absteigender“

---

[1]) Zur Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens. Bot. Zeit., 1887.

[2]) Diese Bezeichnung, welche umfassender ist, als die der „akropetalen“ und „basipetalen“ Entstehung, wurde vorgeschlagen in der Abhandlung „Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse“ (Arb. a. d. botan. Institut in Würzburg, herausgeg. von SACHS, 2. Bd.) und von DE BARY z. B. auch für die Pilze angewandt.

[3]) Ohne daß sich dafür zunächst teleologische Beziehungen angeben ließen, wie solche für die Blattentwicklung hervorgehoben werden konnten.

Reihenfolge (z. B. Cistineen [Fig. 492], Malvaceen u. a.), dasselbe ist der Fall bei den auf der Außenseite des „Kelches“ von Agrimonia entstehenden hakenartigen Gebilden und vielfach bei Samenanlagen. Mit welchen biologischen Verhältnissen diese Anordnung in Beziehung steht, ist überall so gut wie unbekannt.

e) Eine Abweichung in der Entstehungsfolge der Blütenteile findet sich auch bei manchen dorsiventralen Blüten, und zwar bei denjenigen, bei welchen sich die Dorsiventralität schon in der, von der gewöhnlichen radiären abweichenden Gestalt des Vegetationspunktes ausspricht, eine Erscheinung, die auch bei manchen Inflorescenzen wiederkehrt [1]).

Es ist hier eine Seite des Blütenvegetationspunktes die geförderte, entweder die der Hauptachse zu- oder die ihr abgekehrte. Ersteres ist z. B. der Fall bei Reseda.

Während bei Blüten mit allseitig gegen die Spitze hin fortschreitender Organanlage der Vegetationspunkt auch schon vor der Anlage der Blattgebilde nach allen Seiten hin gleichgeformt, d. h. radiär ist, hat er bei Reseda und in anderen Fällen symmetrische Gestalt [2]), er ist auf der der Inflorescenzachse zugewendeten Seite höher als auf der ihr abgewendeten. Diesem Bau entspricht auch die Entwicklungsfolge der Kelch- und Kronenblätter [3]). Die ersten Kelchblätter treten auf der der Inflorescenzachse zugewendeten Seite auf, ihnen folgen nach vorne hin fortschreitend die weiteren Kelchblattanlagen und ebenso ist es mit den Kronen- und Staubblättern (und zwar tritt das erste Staubblatt schon auf, noch ehe die sämtlichen Kronenblätter gebildet sind), auf die Anordnung der letzteren wird unten noch zurückzukommen sein.

Eine ähnliche ungleichseitige Entwicklungsfolge finden wir bei den Papilionaceenblüten [4]), nur daß hier umgekehrt die Entwicklung von vorn nach hinten, gegen die Inflorescenzachse hin fortschreitet. Es liegt hier aber, wie es scheint, nur eine ungleichseitige Entwicklung vor, wobei aber die tiefer stehenden Blattkreise doch immer früher entstehen als die höher stehenden, indes dürften von letzterem Verhalten wohl auch hier schon Ausnahmen sich finden; jedenfalls kennen wir derartige Vorkommnisse, von dem oben erwähnten bei Reseda abgesehen, noch bei anderen Pflanzen, wie den Lentibularieen [5]). Wir finden auch hier schon vor dem Auftreten der Blattgebilde eine Förderung der einen Seite des Blütenvegetationspunktes auftreten, und auf dieser Seite treten auch Kelchblätter, Kronenblätter und Staubblätter von Pinguicula vulgaris zuerst auf, während auf der anderen Seite die Kelchblattanlagen noch nicht sichtbar sind. Auch bei Utricularia entsteht der obere Teil der Blumenkrone erst nach der Anlegung der (in Zweizahl auf der geförderten Seite gebildeten) Staubblätter.

Daß die oben kurz geschilderte Entwicklungsfolge der Blattorgane dorsiventraler Blüten eine von der bei radiären Blüten stattfindenden abzuleitende ist, ist aus mehr als einem Grunde wahrscheinlich (vgl. p. 111 ff.). Dagegen ist die Art, wie die Abweichung zustande kam, nicht ohne weiteres

---

[1]) Vgl. GOEBEL, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. a. d. bot. Institut in Würzburg, herausgeg. v. SACHS, 2. Bd.

[2]) Auch bei den dorsiventralen Inflorescenzen spricht sich, wie früher hervorgehoben wurde, die Dorsiventralität schon in der Gestalt des Vegetationspunktes aus, eine Thatsache, die bei allen Erklärungsversuchen von größter Wichtigkeit ist.

[3]) Vgl. PAYER, a. a. O. p. 193, Taf. 39; GOEBEL, Botan. Zeit., 1882, p. 388 ff.

[4]) Vgl. PAYER, a. a. O. p. 517; HOFMEISTER, Allg. Morphol., p. 464; FRANK, Über Entwicklung einiger Blüten, in PRINGSHEIM's Jahrbüchern, 10. Bd, p. 205 ff.

[5]) BUCHENAU, Morphol. Studien an deutschen Lentibularieen. Bot. Zeit., 1865.

klar. Wie aus PAYER's Untersuchungen hervorgeht, finden sich nämlich Anläufe zu ungleichseitiger Entwicklung auch bei radiären Blüten[1]. Die Cruciferen z. B. haben zwei dimere Kelchquirle, einen medianen und einen transversalen. Bei manchen (Cochlearia) erscheint der radiären Ausbildung der Blüte entsprechend zuerst der mediane (die beiden Blätter gleichzeitig), dann der transversale. Bei Cheiranthus dagegen entsteht zunächst das vordere (äußere) Blatt des ersten Wirtels, dann die beiden transversalen Kelchblätter, zuletzt das hintere Blatt des ersten Wirtels. Solche Abweichungen mögen im Zusammenhang stehen mit dem (teleologisch gesprochen!) größeren Schutzbedürfnis der Blütenknospe auf der Außenseite, eine genauere Prüfung würde vielleicht ergeben, warum in dieser Beziehung Cheiranthus von Cochlearia abweicht — es kommen nicht nur Standortsverhältnisse, sondern das ganze Verhalten der Inflorescenz zur übrigen Pflanze in Betracht.

Es ist möglich, daß derartige Beziehungen den Anlaß zur Ausbildung dorsiventraler Blüten, wie diejenigen der Resedaceen und Papilionaceen es sind, gegeben haben. Die andere Möglichkeit ist, wie früher erwähnt, daß diese von vornherein dorsiventralen Blüten sich ableiten von solchen, welche erst nach der Entfaltung dorsiventral wurden (p. 111 ff.). Ob nun auch die beiden Arten dorsiventraler Blüten auf verschiedene Weise zustande gekommen sind oder nicht, jedenfalls ist zu betonen, daß die dorsiventrale Ausbildung der Blüten auf verschiedenen Entwicklungsstadien einsetzen kann. Bei Hyoscyamus z. B. werden Kelch, Blumenkrone und Androeceum wie bei einer radiären Blüte angelegt[2], erst dann tritt eine Dehnung des Blütenbodens (welche die zur Medianebene des Tragblattes der Blüte schiefe Anlegung der Fruchtblätter vorbereitet) und die sonstige Änderung der Blütenausbildung ein.

SCHWENDENER[3] hatte vermutet, daß die Schiefstellung der Fruchtblätter in den Solaneenblüten zurückzuführen sei auf Druckverhältnisse. Der Blütensproß *III* in Fig. 419 z. B. stehe zur Zeit der Anlegung der Fruchtknoten unter dem Drucke der mit v_{III} und T_{III} bezeichneten Blätter, weil diese in gleicher Höhe inseriert sind; diese verhalten sich wie ein Blatt, und die Symmetrieebene des Druckes erfahre demgemäß eine Drehung im Sinne der Annäherung an die Mediane dieses einen Blattes (wie ja auch sonst die Symmetrieebene des Fruchtknotens mit der des Deckblattes zusammenzufallen pflege). Die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zeigte mir bei Atropa nichts, was die SCHWENDENER'sche Hypothese stützen könnte. Die Stellung der Fruchtblätter steht hier allerdings in engster Beziehung zur Gesamtsymmetrie des Blütenstandes, aber wird sicher nicht durch Druckwirkung bedingt. Diese müßte sich zunächst auf den Kelch geltend machen. Er wird aber wie bei radiären Blüten angelegt[4]. Das erste Kelchblatt (bei der Blüte *III* Fig. 419 nach oben gekehrt) fällt nach außen, tritt also in der weitesten Lücke auf, dort, wo das Schutzbedürfnis

[1] Letzteres gilt z. B. für die Entwicklung des Kelches von Symphoricarpus. Nach PAYER's Figuren ist (entgegen den Angaben im Text) die Reihenfolge die, daß zuerst das dem Tragblatt gegenüberstehende Kelchblatt, dann von hier aus fortschreitend die seitlichen entstehen (Taf. 128, Fig. 3, 4, 5); ähnlich ist es nach BUCHENAU bei dem Hüllkelch von Lagascea. Ferner erscheinen nach PAYER und HOFMEISTER bei Begonia-Arten, z. B. Begonia xanthina HOOK. (vgl. die Fig. 87 in HOFMEISTER, Allg. Morphologie), die Staubblattanlagen viel früher auf einer Seite der Blütenachse als auf der anderen. Hier ist aber auch der Blütenvegetationspunkt nicht allseitig gleichmäßig geformt.

[2] SCHUMANN, Blütenanschluß, p. 317.

[3] Mechan. Theorie der Blattstellungen, p. 124 ff.

[4] Vgl. auch SCHUMANN, Blütenanschluß, p. 315.

der Blütenknospe am größten ist; die Faktoren, welche das Auftreten an dieser Stelle bedingen [1]), kennen wir nicht, wir sehen nur ein, daß es zweckmäßig ist, daß hier der Schutz der Blütenknospe an der exponiertesten Stelle beginnt. Eine Ebene gelegt durch die Mitte dieses ersten Kelchblattes und das Centrum der Blütenknospe, bezeichnet die Medianebene der Fruchtblätter; die sämtlichen Medianebenen der Blüten eines Blütenstandes fallen, wenn man sich ihn aufrecht denkt, in dieselbe Richtung. Die Blüten sind eigentlich alle dorsiventral, nur ist die Dorsiventralität nicht bei allen (abgesehen von der schiefen Stellung des Fruchtknotens) deutlich wahrnehmbar. Wir sehen also auch in dem Aufbau der Blüten hier bei dem sympodialen Blütenstand die Außenseite von der Innenseite verschieden organisiert [2]).

Im allgemeinen wird man sagen können, daß bei den dorsiventral angelegten Blüten die von der radiären abweichende Entstehungsfolge und Anordnung der Blattorgane zusammenhängt mit einer früher oder später eintretenden Gestaltveränderung des Vegetationspunktes, wobei unbekannt ist, warum eine Förderung der Außenseite oder der Innenseite eintritt.

Zwar wird man, gemäß dem für die vegetativen Organe früher Mitgeteilten (p. 503, 556), geneigt sein, anzunehmen, daß diejenigen Blattgebilde der Blüte, welche die bedeutendste Größe erreichen, auch in ihrem zeitlichen Auftreten gefördert erscheinen, und es trifft dies bei den Papilionaceen z. B. betreffs des Kelches wohl zu; ebenso bei den Resedaceen betreffs der Blumenkrone und des „Diskus“, aber der Kelch der Resedaceen ist auf der Außenseite im fertigen Zustand stärker entwickelt, als auf der Innenseite. Es kommt also zweierlei in Betracht: einmal die Thatsache, daß die geförderten Organe auch früher angelegt werden, andererseits die, daß nach der Anlegung noch eine ungleich starke Ausbildung selbst der Blätter eines Wirtels eintreten kann.

Übrigens ist die „einseitige“ Anlegung von Blattorganen an Vegetationspunkten nicht auf die Blütenregion beschränkt, sie kommt auch bei vegetativen Sprossen vor [3]), bei welchen aber viel weniger darauf geachtet wurde.

Endlich braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß mit dem begrenzten Wachstum der Blütenachse auch die weitere Erscheinung zusammenhängt, daß die Entscheidung darüber, was zur Achse und was zu den Blüten gehört, hier vielfach viel schwieriger ist, als bei vegetativen Sprossen, eine Frage, auf welche unten zurückzukommen sein wird. Hier sei nur kurz auf ein Hilfsmittel hingewiesen, das man zur Entscheidung der oben angeführten und auch anderer Fragen der Blütenmorphologie vielfach angewendet hat. Die sog. „anatomische Methode“ ist mit dem Anspruch aufgetreten [4]), besser als alle anderen sagen zu können, was eine Achse, was ein Blatt sei. Erstere sollen ganz allgemein ein radiär, letztere

[1]) Ganz Analoges gilt für zahlreiche ähnliche Fälle, in denen eine mechanische Beeinflussung angenommen wurde. — Es geht zugleich aus Fig. 419 hervor, daß das erste Kelchblatt nicht über die Mitte zwischen *aIII* und *TIII* fällt, sondern mehr noch *TIII* hin, über die Mitte zwischen diesem Blatte und der Blüte *I*.

[2]) Darin stimmen also die dorsiventralen Blüten der Solaneen mit denen anderer Pflanzen überein, nur daß bei letzteren die Außenseite meist durch das Deckblatt gegeben ist.

[3]) Vgl. z. B. die erste Anlegung der Dornen an den Seitensprossen bei Opuntia, GANONG, Flora, 79. Bd. (Ergänz.-Bd. z. Jahrg. 1894), p. 52. Es liegt der Vergleich dieser dorsiventral angelegten vegetativen Sprosse mit den dorsiventralen Blüten besonders nahe, da auch bei den ersteren kaum zu bezweifeln ist, daß sie von einem ursprünglich radiären Sprosse sich ableiten.

[4]) Vgl. VAN TIEGHEM, Recherches sur la structure du pistil (Ann. d. sc. nat., V. Sér., Botanique, T. IX, 1860).

ein dorsiventral orientiertes Leitbündelsystem haben; daß dies Verhalten ebensowenig wie alle anderen Merkmale ein konstantes ist, ist längst nachgewiesen. Dorsiventrale Sproßachsen zeigen die Dorsiventralität häufig auch in der Leitbündelanordnung ausgeprägt, so z. B. die Inflorescenzen von Urtica dioica [1]), besonders auffallend die Phyllocladien einiger Asparagineen, welche die anatomische Methode dann auch konsequenterweise, aber in Widerspruch mit offen zu Tage liegenden Thatsachen für Blätter erklärt hat! Es ist nichts als die alte idealistische Morphologie im anatomischen Gewande, wenn man glaubte, die Leitbündelverteilung, welche im radiären, vegetativen Sprossen und den assimilierenden Blättern vorhanden sei, müßte sich ebenso auch in den Blüte finden. Wo die Achse ihr Wachstum und ihre Weiterentwicklung einstellt, wird sich dies ebenso auch im fertigen anatomischen Bau ausprägen, wie die Leitbündelbildung in rudimentär bleibenden Blättern stufenweise zurücktritt und endlich ganz aufhört. In solchen Fällen versagt die „anatomische Methode“. Sie hat den Vorzug der leichtesten Handhabung, und es ist selbstverständlich, daß auch ihre Resultate mit in Betracht gezogen werden müssen. Aber diese können, was die Deutung der Blüten betrifft, niemals allein ausschlaggebend sein, und sie stehen an Bedeutung wesentlich zurück gegenüber den durch die vergleichende Entwicklungsgeschichte gewonnenen. Wenn Payer und andere „Genetiker“ bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen betreffs der Placentenbildung zu unhaltbaren Resultaten gekommen sind, so lag dies, wie ich nachgewiesen zu haben [2]) glaube und von einem meiner Schüler weiter ausgeführt worden ist, nicht an der mangelhaften Methode, sondern daran, daß sie einen wichtigen Punkt nicht beachteten, nämlich die Frage, „welches Areal des Blütenbodens (d. h. des Vegetationspunktes) die Fruchtblätter gleich bei ihrem Auftreten einnehmen“. Darüber gaben Payer's Untersuchungen vielfach nicht Aufschluß, und demgemäß wurde die Beteiligung von Blatt und Achse auch nicht richtig aufgefaßt. Bei genauerer Betrachtung führt auch die Entwicklungsgeschichte, wie bei Besprechung der Fruchtknotenentwicklung gezeigt werden soll, zu Resultaten, die mit denen, die auf anderem Wege gewonnen wurden, übereinstimmen.

2) „Verwachsungen“ sind bei Blüten ungemein häufig, und zwar sowohl von Blütenteilen unter sich, als mit der Blütenachse. Auch die oben schon behandelten Fälle der „Verschmelzung“ könnten hierher gerechnet werden, indes sollen hier nur die Fälle berücksichtigt werden, in denen bei cyklischen Blüten alle Glieder miteinander oder mit anderen Gliedern verwachsen. Nur selten handelt es sich dabei um eine wirkliche Verwachsung oder Verklebung (letzteres z. B. bei den Antheren der Compositen). Gewöhnlich ist die Verwachsung eine „kongenitale“. Der Vorgang, der hierbei stattfindet, ist früher schon (p. 45) allgemein erörtert worden, es sei deshalb hier nur kurz angeführt, daß die „Verwachsung“ in verschiedenen Abstufungen auftreten kann. Als das ursprüngliche Verhalten werden wir das Nichtverwachsensein betrachten, bei welchem also die einzelnen einander benachbarten Blattanlagen sich frei entwickeln. Eine Verwachsung tritt ein, wenn sie auf gemeinsamer,

---

1) Vgl. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. des bot. Inst. in Würzburg, herausgeg. von Sachs, 2. Bd., p. 430.

2) Zur Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens. Botan. Zeitung, 1886. Vgl. Schäfer, Beitr. zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Placenta. Flora 73. Bd., 1890, p. 62 ff.

meist ringförmiger Basis emporgehoben werden. Dies letzte Stadium ist, wenn, wie z. B. bei der Blumenkrone von Cucurbita, die einzelnen Anlagen gar nicht mehr gesondert auftreten (vgl. p. 45).

Man hat sich namentlich bei „Verwachsungen" mehrerer Blattwirtel in cyklischen Blüten oft darüber gestritten, inwieweit dabei die Blattorgane allein oder auch die Blütenachse beteiligt seien. Es mag deshalb hier daran erinnert werden, daß, wie oben hervorgehoben, in den Blüten die Abgliederung von Blatt und Achse überhaupt zurücktritt und es deshalb unberechtigt wäre, mit dem von den Vegetationsorganen abstrahierten Schema an die Deutung der Blüten in der Weise heranzutreten, daß man sich denkt, Achse und Blatt müßten hier scharf gesondert sein, und man könne genau ermitteln, was dem einen, was dem anderen zugehört. Beispiele dafür werden unten, namentlich bei Besprechung der Fruchtknotenbildung, anzuführen sein.

Hier sei nur so bemerkt, daß man von einer Beteiligung der Achse bei Verwachsung verschiedener Blattkreise mit einander um so eher wird reden können, je früher diese erfolgt.

3) Verkümmerungen. Schon im allgemeinen Teile wurde erwähnt, daß Blüten auf ein einziges zur Blütenachse terminales Sporophyll reduziert sein können (p. 44), und in jedem größeren Verwandtschaftskomplex sehen wir die Zahlenverhältnisse durch Verkümmerungen geändert, namentlich was die Staubblätter anbelangt, bei denen es an Übergängen von vollständiger Ausbildung zur Verkümmerung nicht fehlt. Die Reihen, welche man bei den Angiospermen betreffs der Blütenbildung aufgestellt hat, sind ausschließlich Reduktionsreihen[1]; auf den subjektiven Grund dieser Erscheinung wurde früher (p. 43) hingewiesen. Hier im Einzelnen Beispiele für die mehr oder minder wahrscheinlichen Reduktionen anzuführen, würde — da es sich nicht um ein Lehrbuch der Blütenmorphologie handelt — nur dann berechtigt sein, wenn wir für die Reduktion biologische Beziehungen angeben könnten. Bisher hat man sich aber fast ausschließlich auf die rein formale Seite beschränkt. Sehen wir ab von der kausalen, die uns zunächst ganz unzugänglich ist, so bleibt die „biologische", d. h. die Frage nach den Beziehungen der Verkümmerung zur Funktion der Blüte. Aber auch diese Frage ist ohne Zweifel sehr verwickelt. Es handelt sich nicht nur um die Zahl der Staubblätter, sondern um die der Mikrosporen, und das Verhältnis der Zahl der letzteren zu der der zu befruchtenden Samenanlagen, sowie um die Art und Weise, wie die Bestäubung erfolgt. Es wurde früher bei den Pteridophyten nachzuweisen versucht, daß die Zahl der Archegonien um so kleiner wird, je mehr die Befruchtung derselben gesichert erscheint. Eine ähnliche Beziehung wird sich auch in den Blüten der Samenpflanzen gewiß vielfach nachweisen lassen; schon bei den windblütigen Monokotylen sehen wir, daß die Zahl der Staubblätter reduziert wird namentlich bei denen, die (durch Reduktion) nur eine Samenanlage in dem Fruchtknoten haben (z. B. die meisten Gräser und Cyperaceen). Man kann gegen diese Beziehung nicht einwenden, daß z. B. auch bei den Irideen, welche zahlreiche Samenanlagen im Fruchtknoten haben, ein Staubblattkreis verkümmert sei, denn hier liegen ganz andere Verhältnisse vor: die ganze Blüte ist specialisiert, bestimmten Insektenbesuchern vorzüglich angepaßt, die Bestäubung also gesichert, die Ausbildung des inneren Staubblatt-

[1] Vgl. namentlich CELAKOVSKY, Das Reduktionsgesetz in den Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemenie. Sitz.-Ber. der Königl. böm. Gesellsch. der Wissensch., Jahrg. 1894.

kreises im Zusammenhang mit der ganzen Plastik der Blüte überflüssig geworden. Dasselbe gilt für Orchideen u. a.: weniger scharf besonderen Bestäubern angepaßte Blüten haben mehr Staubblätter, als die specialisierten.

Von Dikotylen sei hier nur ein Beispiel gewählt, das sich an oben erörterte Zahlenverhältnisse der Staubblätter anschließt, nämlich der Vergleich der Blüten von Eschscholzia mit denen der Cruciferen. Erstere haben zahlreiche, letztere nur sechs Staubblätter, bei deren Stellung aber ähnliche Verhältnisse obwalten. Die Papaveraceen, zu denen Eschscholzia gehört, haben Pollenblüten, die Vielzahl der Staubblätter ist deshalb ceteris paribus leicht verständlich, weil ja die Pollenproduktion um so stärker sein wird, je mehr Staubblätter vorhanden sind. Die Blüten der Cruciferen dagegen sind mit Honigdrüsen ausgestattet, brauchen also, da sie den Insekten keinen Pollen zu liefern haben, auch weniger Pollen zu produzieren als jene. Diese Beziehung ist klar; ob sie eine phylogenetische ist, bleibe dahingestellt[1]). Zu einer derartigen Annahme würde ein Grund vorliegen, wenn wir wahrscheinlich machen könnten, daß die Vorfahren der Cruciferen Pollenblüten hatten und dann unter Reduktion der Staubblattzahl übergingen zu der Bildung von Honigblüten. Eine solche Annahme wird für die keine Schwierigkeiten bieten, welche Nektarien einfach durch das Krabbeln der Insekten in den Blüten entstehen lassen. Das aber sind Phantasieen[2]), die hier außer Betracht bleiben können. Was hier hervorgehoben werden sollte, ist, daß wir uns bei der bloß formalen Konstruktion von Verkümmerungen der Reduktionen nicht beruhigen dürfen, daß wir vielmehr zum mindesten versuchen müssen, die nach den morphologischen Ergebnissen angenommenen Reduktionen auf Grund der biologischen Verhältnisse zu prüfen, wofür bis jetzt nur kleine Anläufe vorliegen. Im allgemeinen haben wir übrigens eine einigermaßen sichere Basis für die Annahme von Verkümmerungen nur innerhalb der Familien; je mehr man über diese hinausgeht, desto unsicherer werden die Grundlagen für die Annahmen.

Daß auch im Gynoeceum Reduktionserscheinungen häufig sind, wurde früher schon angeführt, und hervorgehoben, daß das „Ziel“, die Verringerung der Zahl der Samenanlagen, teils durch Verringerung der Fruchtblattzahl, teils der Samenanlagen erreicht werden kann, in manchen Fällen treten beide Erscheinungen zugleich auf.

B) Im Folgenden seien die einzelnen Organe der Blüte kurz betrachtet, auch hier unter Vermeidung aller Einzelheiten, welche in den systematischen Werken nachgelesen werden können.

1) Blütenhülle. Gestalt und biologische Bedeutung der Blütenhülle kann hier als bekannt vorausgesetzt werden. Soweit wir die letztere kennen, ist sie eine doppelte: es handelt sich um Schutz der Blüte im Knospenstadium[3]) und um Sicherung der Bestäubung. Auch die Ver-

---

[1]) Bekanntlich giebt es Cruciferen mit mehr als sechs Staubblättern (Megacarpaea) und solche mit einer geringeren Anzahl. Das biologische Verhalten namentlich im ersteren Falle ist aber unbekannt. Vielleicht sind sie wenigstens zum Teil Pollenblüten. Bei Fumariaceen läßt sich die Reduktion der Samenanlagen direkt nachweisen (vergl. betr. Fumaria die Angabe in „Vergl. Entwicklungsgesch.“ p. 318) und daraus auf die Wahrscheinlichkeit einer Reduktion im Androeceum schließen.

[2]) Etwas anderes wäre es, wenn sich nachweisen ließe, daß solche Drüsen in irgend einem Falle infolge mechanischer Reize sich mehr entwickeln, als ohne die Reize. Ein solcher Fall ist aber derzeit nicht bekannt.

[3]) Vgl. Raciborski, Die Schutzeinrichtungen der Blütenknospen. Flora, 81. Bd. (Erg.-Bd. z. Jahrg. 1893).

stärkung, welche die Blütenhülle vielfach durch „Außenkelche", Hochblatthalter u. dgl. erhält, mag hier unerörtert bleiben. Es seien vielmehr auch hier nur einige allgemeine Fragen kurz erörtert.

a) Morphologische Bedeutung der Blütenhüllen.

Die Frage nach der Herkunft der Teile der Blütenhülle hat die Botaniker schon frühe beschäftigt. Wenn wir von den nicht mit einer besonderen Blütenhülle versehenen Blüten der Pteridophyten und vieler Gymnospermen ausgehen, so sind offenbar für die Entstehung der Blütenhülle zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder dieselbe entstand aus der Blüte benachbarten Hochblättern, oder sie bildete sich — entweder ganz oder teilweise — durch Umbildung der Sporophylle. Dies letztere hat A. P. De Candolle namentlich für die Blumenkrone angenommen [1]), und viele spätere Autoren [2]) sind ihm — meist ohne ihn zu erwähnen — gefolgt. Auch mir scheint diese Auffassung für eine Anzahl von Fällen begründet, ebenso die, daß der äußere Teil der Blütenhülle, der Kelch, aus Hochblättern hervorgegangen ist. Dabei kommt es, wie schon Decandolle betont hat, vorzugsweise auf die Stellung beider Gebilde an, nicht etwa auf die Färbung, der „Kelch" kann, wie bekannt, petaloïd ausgebildet sein. Man wird auch hier nie außer acht lassen dürfen, daß, wie so oft im Pflanzenreich, dasselbe Resultat auf verschiedenem Wege zustande gekommen sein kann.

Es genüge deshalb, hier als Beispiel einige Fälle aus einer Familie anzuführen, die wegen der lehrreichen Verhältnisse, die sie bietet, mehrfach zur Erläuterung der oben aufgeworfenen Fragen benutzt worden ist, die der Ranunculaceen [3]). Als Ausgangspunkt können wir hier eine Blüte betrachten, welche eine einfache petaloïde Blütenhülle, zahlreiche Staubblätter und Fruchtblätter besitzt. Eine solche Blüte kommt z. B. den Anemoneen zu. Schon bei diesen Formen sehen wir, daß die Zahl der Blätter, welche den „Schauapparat" bilden, keine konstante ist, indem vielfach die äußersten Staubblätter sich zu petaloïden Blättern umwandeln (vgl. die Angaben über Anemone Hepatica auf p. 152). Die einfache petaloïde Blütenhülle der Anemoneen betrachten wir also als zustande gekommen aus Umbildung von Staubblättern. Aber innerhalb derselben Gruppe sehen wir, daß aus den Staubblättern auch andere Organe sich bilden können. So sind die äußersten Staubblätter zu Nektarien umgebildet bei Pulsatilla vulgaris (Anemone Pulsatilla). Es sind hier zwischen normal ausgebildeten Staubblättern und den an der Basis des Androeceums befindlichen Nektarien (welche in ihrer Gestalt noch den Staubblättern gleichen) alle Übergangsstufen vorhanden (wie a. a. O. angegeben wurde). Man findet [4]) normale d. h. mit vier Pollensäcken versehene Staubblätter, deren Filament

---

[1]) Théorie élémentaire de la botanique. Vgl. auch Considérations sur les fleurs doubles, Mém. de la Soc. d'Arcueil, T. III, 1817: „Les pétales, comme je l'ai déjà établi dans ma Théorie élémentaire, ne sont autre chose que des étamines extérieures, qui dans l'état naturel et ordinaire des choses sont transformées en lames ou en cornets."

[2]) In neuerer Zeit in extremer Weise besonders Celakovsky, vgl. dessen Abhandlung über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüte und über den Ursprung der Blumenkrone, I und II, Prag 1896 und 1900. Celakovsky leitet alle Perigonblätter aus umgebildeten Sporophyllen ab (wie auch die Laubblätter). Wie Pflanzen mit nicht assimilierenden Sporophyllen existenzfähig gewesen sein sollen, ist schwer vorstellbar.

[3]) Die folgenden Ausführungen stimmen in allen wesentlichen Punkten überein mit den 1886 von mir gegebenen (Beitr. zur Kenntnis gefüllter Blüten, Jahrb. für wissensch. Botanik, 17. Bd.). Später haben auch andere Autoren ähnliche Ansichten ausgesprochen.

[4]) Vgl. auch Familler, Biogenet. Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. Flora, 82. Bd., p. 149.

verkürzt ist, sodann solche mit nur drei oder zwei Pollensäcken und endlich als Endstufe solche, bei denen die Pollensäcke ganz unterdrückt sind. Wenn wir uns denken, daß diese nektarführenden Staminodien auf ihrer Oberseite eine Vertiefung erhalten, so gelangen wir zu Formen, wie sie Trollius, Helleborus u. a. aufweisen, und schließlich zu den nektarführenden Blumenblätter von Ranunculus. Schon bei den Anemoneen läuft aber bei einigen Formen neben diesem Vorgang ein anderer her. Wir sehen bei den Pulsatillen, Anemone nemorosa u. a. die Blütenknospe umhüllt von drei Laubblättern, welche bei anderen Formen unter Reduktion ihrer Gliederung übergehen in Hochblätter (vgl. die in Vergl. Entwicklungsgesch., p. 288, Fig. 61 gegebenen Abbildungen von Anemone stellata), bei An. Hepatica ist das Internodium zwischen diesen ganz kelchähnlich ausgebildeten Blättern und der Blüte nicht — wie bei den anderen erwähnten Anemoneen — gestreckt, es ist, wie a. a. O. p. 288 angegeben wurde, hier das „Involucrum" wirklich zu einem Kelche geworden. Dieser Kelch kann sich seinerseits nun auch petaloïd ausbilden, zeigt aber schon durch vielfache interessante Übergänge seine Verwandtschaft mit Hochblättern. So bei Trollius europaeus.

Die Blüte ist hier umgeben von einer Anzahl gelb gefärbter Blätter, die meist ganz ungegliedert sind und sich dadurch von den ihnen vorausgehenden Hochblättern unterscheiden. Bei Betrachtung einer größeren Anzahl von Blüten findet man indes Übergangsformen zwischen beiden, welche zeigen, daß die äußere Blütenhülle nur aus eigenartig ausgebildeten Hochblättern besteht, die ganz ähnlich zustande kommen, wie etwa die früher geschilderten Hochblätter von Astrantia (p. 584). Diese Übergangsformen[1]) zeigen an ihrer Spitze noch Andeutungen der Gliederung der Laubblätter (Fig. 483), teilweise auch noch grüne Färbung, während der größere Teil des Blattes gelb geworden ist. Wir werden sie also als Hochblätter betrachten, die, zu einem Bestandteil der Blüte geworden, dieser als Schauapparat wie als Knospenschutz dienen.

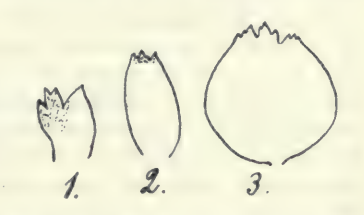


Fig. 483. Trollius europaeus. Drei Blätter, welche den Übergang von den Hochblättern zur äußeren Blütenhülle darstellen. Sie sind gelb, mit Ausnahme der punktierten Stellen, welche chlorophyllhaltig sind.

Auf sie folgen die aus umgebildeten Staubblättern bestehenden, der Blumenkrone z. B. von Ranunculus entsprechenden Nektarien, dann die Staubblätter und die Fruchtblätter. Eine ursprünglich nur mit Sporophyllen besetzte Blütenachse kann also eine reichere Ausstattung erhalten:

1) indem die der Blüte benachbarten Hochblätter, in den Dienst derselben tretend, sich als „Kelch" ausbilden (so auch bei Anemone Hepatica), der zugleich Schauapparat sein kann;

2) indem die äußersten Staubblätter sich entweder nur zum Schauapparat ausbilden (manche Clematideen, z. B. Atragene alpina) oder zu Nektarien (Pulsatilla) oder zu Gebilden, welche zugleich als Schauapparat

---

[1]) Solche finden sich z. B. auch bei den Endblüten von Gentiana asclepiadea. Es läßt sich hier verfolgen, wie die zwei obersten Laubblätter sozusagen in die Bildung des Kelches hineingezogen werden; nicht selten ist eines derselben mit der Kelchröhre nur teilweise vereinigt und zeigt dann einen erweiterten, scheidenförmigen Basalteil, während die Spitze der Kelchröhre einer Laubblattspreite entspricht. Es finden sich eben, wenn man eine größere Anzahl von Pflanzen vergleicht, alle Übergangsstufen von solchen Blüten, die scharf gegen den vegetativen Sproß abgesetzt sind, bis zu solchen, die allmählich in denselben übergehen.

und als Nektarien dienen (Ranunculus, auch Trollius, wo aber die verhältnismäßig kleinen Nektarien trotz ihrer Orangefärbung als Schauapparat kaum in Betracht kommen werden). Daß bei vielen anderen Familien (besonders deutlich bei Nymphaeaceen, Mesembryanthemum, Zingiberaceen) die De Candolle'sche Anschauung gleichfalls ungezwungen sich den morphologischen Thatsachen anschmiegt, scheint mir unbestreitbar, sehen wir ja doch in manchen Blüten sehr deutlich, daß die Staubblätter als Schauapparat dienen mit oder ohne Funktionsverlust, und auch die Erfahrungen an gefüllten Blüten weisen darauf hin, daß die Staubblätter besonders leicht der petaloïden Umbildung unterliegen. Daß diese auch Laubblätter betreffen kann, geht nicht nur aus dem über Trollius oben Gesagten, sondern auch z. B. aus dem über Nidularium früher (p. 7) Angeführten hervor.

Man wird sich übrigens hüten müssen, die von der der vegetativen Teile abweichende Färbung des „Schauapparates" der Blüten lediglich als zur Bestäubung in Beziehung stehend zu betrachten. Es zeigen auch bei manchen Coniferen (z. B. der Fichte) männliche und weibliche Blüten — obwohl hier die Bestäubung durch den Wind erfolgt — eine lebhafte rote Färbung, und auch bei Moosen sahen wir bei den Sexualorganen vielfach dieselbe Erscheinuug. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß die bei Hervorbringung der Fortpflanzungsorgane vielfach auftretende charakteristische Färbung in Verbindung steht mit bestimmten Stoffwechselvorgängen, ohne daß es aber bis jetzt möglich wäre, dieselben zu überblicken. Denn wenn auch z. B. angegeben wird[1], daß die Atmungsthätigkeit der Blumen eine größere ist, als die grüner Blattorgane, die Transpiration dagegen eine geringere, so wissen wir doch nicht, wie dieses Verhalten in die Gesamtökonomie der Blüte eingreift und womit es (vom rein physiologischen Standpunkt aus) zusammenhängt, daß bei vielen Blüten, z. B. denen der Urticaceen, korollinische Organe ganz fehlen.

Darauf, daß die Größe der Blumenkrone (und in manchen Fällen auch die Intensität der Färbung)[2]) abhängt von äußerer Faktoren, namentlich von der Lichtintensität, wurde früher schon hingewiesen (p. 209 ff.), es wurde dort auch hervorgehoben, daß dies nur ein Einzelfall der Thatsache ist, daß die verschiedenen Entwicklungsstadien der Pflanze an verschiedene äußere Bedingungen gebunden sind, und daß auch andere Faktoren als das Licht auf die Blütenbildung von Einfluß sind, was auch durch neue Untersuchungen von Klebs[3]) Bestätigung gefunden hat. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß die früher beschriebenen unwesentlich dorsiventralen Blüten, wie wir sie an der Außenseite mancher Blütenstände finden, d. h. solche mit einseitig (nach außen) geförderter Blumenkrone ihre Gestalt vielleicht der Thatsache verdanken, daß die äußeren Teile der Blumenkrone auch die intensiver beleuchteten seit einer langen Reihe von Generationen waren, es handelt sich dabei höchst wahrscheinlich um eine erblich gewordene Einwirkung. Jedenfalls aber ist von Interesse, daß wir

---

1) Curtel, Recherches physiologiques sur la fleur. Ann. des sciences nat., 8 Sér., T. 6.

2) Die Abhängigkeit der Intensität der Färbung von der des Lichtes ist nicht bei allen Pflanzen gleich ausgeprägt. Schon Askenasy (Bot. Zeit., 1876) hat übrigens gezeigt, daß die Blüten von Antirrhinum majus und Digitalis purpurea, welche sich an ihrer Blätter beraubten Sprossen entwickelt hatten, weiß blieben, daß also Ernährungsstörungen auf die Farbenbildung einwirken.

3) G. Klebs (Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie, Ber. der D. bot. Gesellschaft, 1901, p. 211) fand unter anderem, daß die Größe der Blumenkrone von Myosotis palustris nicht nur durch schwaches Licht, sondern etwa durch zu feuchte Luft oder durch zu starke Nährlösung verändert wird.

ganz ähnliche Erscheinungen experimentell hervorrufen können[1]). In Fig. 484 ist eine Inflorescenz von Helianthus annuus abgebildet, an welcher die Randblüten infolge ungleich starker Beleuchtung ungleich entwickelt sind; denken wir uns statt des in Fig. 484 *II* abgebildeten Blütenkopfes eine einzelne Randblüte etwa von Scabiosa, so erhalten wir im Grunde eine ganz ähnliche Gestaltung. Ob die hier angenommene Analogie eine wirkliche oder nur eine scheinbare ist, kann nur durch experimentelle Untersuchung von Pflanzen, welche in dieser Hinsicht „plastische" Blüten besitzen, nachgewiesen werden.

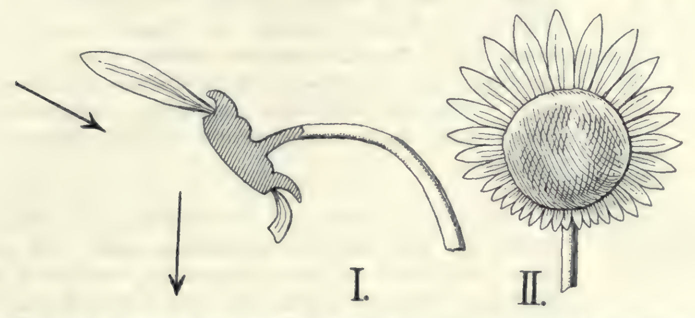


Fig. 484. Helianthus annuus nach N. J. C. MÜLLER. Blütenköpfe bei einseitiger schwacher Beleuchtung gezogen (verkleinert), an der schwächer beleuchteten Seite sind die Randblüten bedeutend kleiner als an der stärker beleuchteten.

b) Die zahllosen Gestaltungsverschiedenheiten der Blütenhülle hier zu besprechen, würde nur im Zusammenhang mit der Funktion derselben berechtigt sein. Wohl aber darf kurz auf einen Punkt von allgemeinerer Bedeutung hingewiesen werden, darauf, daß bedeutende Formverschiedenheiten im fertigen Zustand zustande kommen durch verhältnismäßig geringfügige Verschiedenheiten in der Wachstumsverteilung. Es ist dies übrigens ein allgemein geltender Grundsatz, ich habe ihn früher am Beispiel der Grasinflorescenzen[2]) zu erläutern gesucht, SACHS hat dann in seinen „Vorlesungen" in lehrreicher Weise dasselbe Verhalten an der Entwicklung der Laubblätter erläutert.

Was die Blumenkrone anbelangt, so sei ausgegangen von der Anlage einer radiären aus fünf Blattanlagen „verwachsenen" Korolle, wie sie vielen Dikotylenblüten zukommt. Schon die „Verwachsung" hängt ja, wie wir sahen, von einer Wachstumsverschiebung ab. Würde jede der fünf Blattanlagen in ihrem freien Teil wachsen, so entstände eine choripetale Blumenkrone, es wachsen aber die freien Teile nur unbedeutend, stark dagegen die Insertionszone der fünf Blattanlagen (deren zusammenhängende basale Partieen,) und so entsteht die Röhre mit fünf Auszackungen, von der wir ausgingen. Diese entwickelt sich zu einer radiären Blumenkrone etwa bei einer Campanula oder der Röhrenblüte einer Composite weiter, wenn das Wachstum der Hauptsache nach auf den becher- resp. röhrenförmigen Basalteil be-

[1]) Vgl. auch die kurze Angabe von N. J. C. MÜLLER, Handbuch der Botanik, 1. Bd., p. 269. CURTEL's oben angeführte Untersuchungen haben in dieser Beziehung nichts wesentlich Neues ergeben. Es sei hier auch erinnert an die p. 301 Anm. 4 angeführten Fälle einseitiger Ausbildung bei Leber- und Laubmoosen. Auch bei den Vorblättern einiger Dikotylen traf ich neuerdings analoge Ausbildungsverhältnisse.

[2]) Zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen. Jahrb. für wissenschaftl. Botanik, 14. Bd.

schränkt ist (sei es daß dieser gleichmäßig wächst oder eine — wohl meist basale — Zone länger embryonalen Charakter behält). Wenn aber eine unterhalb der Auszackungen gelegene Zone stark wächst, so treten je nach dem Verlauf dieser Wachstumszone andere Gestaltungsverhältnisse ein. Denken wir uns die wachsende Zone unterhalb *1* und *2* Fig. 485 in der punktierten Linie. Diese trifft links von *1* und rechts von *2* auf die Buchten, welche die beiden Korollenzipfel trennen, verläuft aber zwischen *1* und *2* unterhalb der trennenden Bucht. Wenn eine ebensolche Wachstumszone unterhalb des Zipfels *3*, *4*, *5* liegt, muß eine zweilippige Korolle entstehen, wenn die Zipfel *1* und *2* frühzeitig im Wachstum ganz zurückbleiben, die Gestalt, welche die Randblüten der Tubulifloren unter den Compositen zeigen, wenn die Wachstumszone nur an einer Stelle auf die trennende Bucht trifft, erhalten wir die „einseitig aufgeschlitzten“[1], später dann flach ausgebreiteten Blumenkronen der Liguliforen.

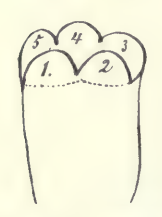


Fig. 485. Schema für die Gestaltveränderung einer sympetalen Blumenkrone bei verschiedener Wachstumsverteilung.

2) Androeceum. Die Gestalt der Mikrosporophylle ist bei den Angiospermen eine viel einförmigere, als bei den Gymnospermen; während bei den letzteren, wie wir sahen, die Zahl der Mikrosporangien (Pollensäcke) eine ziemlich variable ist (zuweilen selbst innerhalb ein und derselben Blüte, vgl. Juniperus), ist bei den Angiospermen die Vierzahl bei weitem die vorherrschende.

Was die Stellung der Pollensäcke anbelangt, so verlaufen sie in der Mehrzahl der Fälle in der Längslinie des Staubblattes so, daß sie den vier Kanten des Staubblattes entsprechen. Bekanntlich können durch das Wachstum des „Konnektivs“ die Pollensäcke nach der Innenseite (intrors) oder Außenseite der Blüte hin (extrors) verschoben werden, Änderungen, die mit der Art und Weise, wie die Pollenübertragung erfolgt in engster Beziehung stehen. Übrigens giebt es auch Fälle, wo an der Anthere zwei Pollensäcke oben, zwei unten stehen (Laurineen), es ist meines Wissens nicht bekannt, ob dabei eine, im Verlauf der Entwicklung eintretende Verschiebung vorliegt.

Wo Abweichungen von der Vierzahl der Mikrosporangien vorkommen, lassen sie sich auf den Typus zurückführen durch Annahme a) von Teilung der Anthere, b) Verkümmerung resp. Nichtausbildung von Pollensäcken, c) „Zusammenfließen“ und d) Teilung derselben durch Platten sterilen Gewebes. Einige Beispiele seien angeführt.

a) Dieser Fall braucht kaum eine Erörterung, er findet sich bei Betula, Althaea und anderen Malvaceen, Salvia (unter Sterilisation und Umbildung der einen Antherenhälfte).

b) Auf eine Verkümmerung zurückzuführen ist wohl die Zweizahl der Pollensäcke bei den Asclepiadeen[2], bei denen nur die vorderen Sporangien

---

[1]) Daß dies ein unzutreffendes Bild ist, braucht nach dem Obigen kaum bemerkt zu werden.

[2]) Vgl. ENGLER, Beitr. zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. Jahrb. für wissensch. Bot., X. — Betreffs der Cucurbitaceen sei auf das oben Gesagte verwiesen und nur erwähnt, daß der bei manchen Cucurbitaceen sehr auffällig gewundene Verlauf der Pollensäcke eine reichlichere Pollenproduktion trotz der Halbierung der Antheren ermöglicht, demgemäß wird diese Erscheinung bei den Formen am auffallendsten sein, wo der Bedarf an Pollen (wegen der großen Zahl der Samenanlagen etc.) am größten ist.

entwickelt zu sein pflegen; es steht die Verkümmerung der hinteren Pollenfächer hier offenbar mit der eigentümlichen Ausbildung der Staubblätter überhaupt im Zusammenhang, ebenso bei den Marantaceen, wo eine Hälfte des Staubblattes petaloid entwickelt ist.

c) Das „Zusammenfließen" von Sporangien haben wir auch bei den Gymnospermen, für Juniperus kennen gelernt; daß dieser Vorgang auch bei Angiospermen sich findet, ist um so weniger auffallend, als hier die Sporangien viel weniger selbständig hervortreten, als bei jenen. Es kann das „Zusammenfließen" zustande kommen entweder durch nachträgliche Verdrängung von sterilem Gewebe oder dadurch, daß an Stellen, wo sonst steriles Gewebe auftritt, fertiles sich bildet. Welcher Vorgang z. B. bei den Orchideen, welche, wie Stanhopea, Gongora, Trichopilia, diese Erscheinung zeigen, stattfindet, ist meines Wissens nicht bekannt. Doch scheint mir sehr wahrscheinlich, daß auch der zweite vorkommt, nur die Entwicklungsgeschichte könnte darüber Aufschluß geben. Da wir aber bei Cyclanthera z. B. in der Mitte der Blüte einen Körper sich erheben sehen, der zwei ringförmige, rings herumlaufende Pollenfächer enthält, so ist es sehr wahrscheinlich, daß dieses Gebilde zustande kam aus Vereinfachung eines Androeceums, das aus fünf Staubblättern mit je zwei horizontal gestellten Fächern, zwischen denen aber steriles Gewebe nicht mehr ausgebildet wurde [1]), bestand.

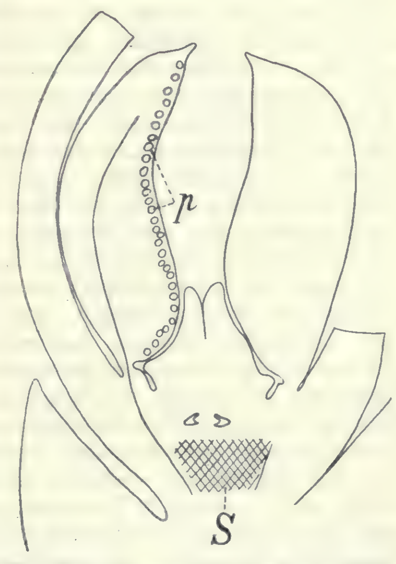


Fig. 486. Längsschnitt durch eine Blüte von Rhizophora mucronata. In der Anthere zahlreiche kugelige Mikrosporangien (*p*). Unterhalb des Fruchtknotens ein schwammiges Gewebe (*S*), welches später von dem heranwachsenden Samen verdrängt wird.

d) Jedenfalls häufiger ist eine Teilung der Mikrosporangien durch Platten sterilen Gewebes, ein Vorgang, auf welchen bei Besprechung der Sporangienbildung zurückzukommen sein wird. Er findet sich (neben „normaler" Antherenbildung) in verschiedenen Familien, z. B. sind unter den Onagrariaceen bei Clarkia vier bis fünf, bei Gaura biennis sechs Teilfächer vorhanden, während Epilobium, Oenothera u. a. einfache Fächer haben. Das Vorkommen der Fächerung in verschiedenen Verwandtschaftskreisen scheint mir darauf hinzudeuten, daß hier ein abgeleitetes, nicht ein ursprüngliches Verhalten vorliegt, dessen biologische Bedeutung, wie ich früher schon hervorhob, offenbar der der „Trabeculae" in den Isoëtessporangien entspricht (vgl. den Abschnitt über Sporangienentwicklung), d. h. es wird durch die Bildung dieser sterilen Gewebeplatten die Ernährung der sporogenen Zellkomplexe erleichtert. Wir werden demgemäß diese Ausbildung namentlich in langen und breiten, massigen Antheren finden; als Beispiel sei die Antherenbildung von Rhizophora angeführt (Fig. 486).

[1]) Ob man diese Anthere als eine „appendikuläre" (aus verwachsenen Blättern entstandene) oder eine axile betrachten will, scheint mir ein bloßer Wortstreit zu sein; die Frage ist nur, wie sie abzuleiten ist, denn daß bei ihrer Anlegung keine Sonderung in Achse und Blatt mehr hervortritt, ist klar.

Daß die Staubblätter mancher Blüten eine Umbildung (verbunden mit Funktionswechsel) erfahren, geht schon aus den oben für die Ranunculaceen angeführten Beispielen hervor, denen sich zahlreiche andere anreihen ließen. In manchen Fällen ist übrigens die Funktion der umgebildeten resp. in ihrer Entwicklung gestörten Staubblätter nicht bekannt (z. B. Boronia, Cassia), und jedenfalls läßt sich zwischen umgebildeten und in ihrer normalen Entwicklung gestörten Staubblättern [1]) keine scharfe Grenze ziehen.

3) Gynaeceum.

Charakteristisch für die Angiospermen ist bekanntlich, daß die Makrosporangien eingeschlossen sind in ein Gehäuse, den Fruchtknoten. Die Art und Weise, wie dieser zustande kommt, hat vielfach zu Streitfragen Veranlassung gegeben. Die Meinungsverschiedenheiten sind verursacht teils durch die unten zu erwähnenden Eigentümlichkeiten in der Entwicklung dieses Organes, die man sich nicht immer klar zum Bewußtsein brachte, teils aber sind sie auch lediglich Wortstreitigkeiten.

Es handelte sich dabei wesentlich um die Frage, inwieweit bei dem Aufbau des Gynaeceums die Fruchtblätter (Makrosporophylle) und wie weit die Blütenachse beteiligt sei, namentlich aber darum, wie die Placenten aufzufassen seien. Die vergleichende Morphologie suchte, ausgehend von dem Verhalten der Cycadeen (wo der blattbürtige Ursprung der Samenanlagen deutlich ist) und anderen Fällen, namentlich auch von Vergrünungen, die Placenten und damit die Samenanlagen überall als Produkte der Fruchtblätter nachzuweisen [2]), sie war dabei aber zur Annahme von Verwachsungen und Verschmelzungen genötigt, die zunächst nur auf dem Papier bestanden. Die Entwicklungsgeschichte aber schien zu ganz anderen Resultaten zu führen. Payer z. B. glaubte die Placenten allgemein als Achsenorgane auffassen zu sollen [3]), und nicht minder bestanden Verschiedenheiten in den Ansichten über das Zustandekommen des unterständigen Fruchtknotens u. a.

Es wurde nun oben nachzuweisen versucht, daß die Blüten allerdings von vegetativen Sprossen abzuleiten sind, aber im Zusammenhange mit ihrer ganzen Ausbildung doch eine Anzahl von Abweichungen gegenüber dem Verhalten rein vegetativer Sprosse zeigen. Es wäre also unberechtigt, das Schema der Gliederung der letzteren ohne weiteres in alle Gestaltungsverhältnisse der Blüten hineinzukonstruieren und es — wenigstens der „Idee“ nach — auch als diesen zu Grunde liegend zu betrachten.

Jede Deutung muß vor allem enge den wahrnehmbaren Thatsachen sich anschmiegen. Was wir hier — wie in anderen Fällen — thun können, ist, uns durch Vergleichung der beobachteten Erscheinungen ein Bild zu machen, wie sie zustande gekommen sind, oder vielmehr, richtiger gesagt, die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen in Reihen anzuordnen. Aber wir werden wenig gewonnen haben, wenn wir in die Endglieder einer Reihe deren Anfangsstadien noch hineinkonstruieren, sondern besser thun, wenn wir zugeben, daß die Natur gerade auf ihr

---

[1]) Vgl. darüber Familler a. a. O.

[2]) Vgl. namentlich Celakovsky, Vergl. Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. Abhandl. der K. böhm. Gesellschaft der Wissensch., VI. Folge, 8. Bd., 1876.

[3]) a. a. O. p. 728.

Ziel lossteuert und dabei Abkürzungen wählt, deren Zustandekommen wir durch den Vergleich einigermaßen verfolgen können. Es sei hier nochmals an die oben besprochenen instruktiven Fälle bei Gymnospermen, namentlich die Mikrosporangien von Juniperus erinnert, die, ursprünglich deutlich blattbürtig, schließlich am Ende der Blüte unter Reduktion des Sporophylls für die unmittelbare Beobachtung achsenbürtig werden. Wir haben zwar noch einen Rest des Sporophylls als vorhanden angenommen, aber es wäre wenig geändert, wenn auch er verschwände, und das Sporangium direkt aus der Blütenachse entspringen würde. Was uns in diesem Falle interessiert, ist nicht die Thatsache, daß das Sporangium in dem gewöhnlichen Falle an einem Sporophyll, in dem zuletzt angenommenen an der Blütenachse entspringt, sondern die Verfolgung des Weges, auf welchem der letztere Vorgang zustande gekommen ist. Früher hat man blattbürtige und achsenbürtige Organe als solche verschiedenen „morphologischen Wertes“ betrachtet und deshalb Organen, die sich durch ihre sonstigen Eigenschaften als offenbar gleichartig erwiesen, auch denselben Entstehungsort zu retten gesucht. Für uns ist der letztere, wie mehrfach ausgeführt wurde, ein mehr oder minder nebensächlicher. Wie alles andere kann auch er sich ändern; was wir ermitteln können, ist die Art und Weise, *wie* die Änderung vor sich gegangen ist, und (was die viel schwierigere, aber auch viel reizvollere Aufgabe ist) die *Bedingungen*, unter denen sie sich vollzogen hat. Bei Juniperus lag, wie wir sahen, eine Abkürzung in der Entwicklung vor. Solche Abkürzungen finden sich, und zwar in sehr weitgehendem Maße auch bei dem Aufbau des Angiospermen-Gynaeceums. Wenn wir hierbei mit Recht auszugehen suchen von Fällen, wo die vom vegetativen Sproß und den Blüten der Gymnospermen her bekannten Erscheinungen noch wahrnehmbar sind, die Fruchtblätter also von der Achse sich scharf abgliedern und die Samenanlagen, sei es an ihren (miteinander verwachsenden) Rändern, sei es auf der Fläche, hervorbringen, so finden wir doch am Ende der Reihe andere Fälle, bei denen die Abgliederung nicht nur der Fruchtblätter aus der Blütenachse, sondern auch der Samenanlagen von den Fruchtblättern ganz und gar unterbleibt. Ein solcher Fall wird bei Besprechung der Samenanlagen für Balanophora zu erwähnen sein. Sollen wir auch in ihn unser Schema hineingeheimnissen? Richtet sich die Natur nach unseren Abstraktionen, oder ist es nicht vielmehr der richtige Weg, ihren zahllosen Wandlungen unsere Begriffe anzupassen?

Die Abkürzungen, welche wir bei der Bildung der Fruchtknoten wahrnehmen können, sind namentlich folgende:

a) Die Abgliederung von Achse und Blatt wird, in verschiedenen Abstufungen eine weniger scharfe, bedingt namentlich auch dadurch, daß das Areal des Blütenvegetationspunktes durch die Fruchtblätter oft ganz aufgebraucht wird.

b) „Verwachsene“ Teile treten von Anfang an miteinander in Zusammenhang auf, statt nachträglich zu verschmelzen.

c) Dies gilt nicht nur für den Zusammenhang mehrerer Fruchtblätter unter sich, sondern auch für jedes einzelne Fruchtblatt selbst. Das Gehäuse, welches dieses zu bilden hat, kommt verhältnismäßig selten durch die Vereinigung ursprünglich freier Ränder zustande. Viel häufiger ist, daß das Fruchtblatt einem schildförmigen Blatte ähnlich sich entwickelt, nur unter Wegfall des Stieles, d. h. es tritt auf der Oberseite des Fruchtblattes eine Einsenkung auf (etwa wie bei der

Bildung eines Schlauchblattes einer Sarracenia u. a.), die sich vertieft. Der eine, der Spitze des Fruchtblattes entsprechende Teil (*a* Fig. 487) wächst dabei meist stärker, er bildet den Griffel (wo ein solcher vorhanden ist) und die Narbe. Der andere kann als die „Sohle“ des Fruchtblattes bezeichnet werden. Er setzt sich in die Fruchtblattränder nach oben fort und ist dadurch entstanden, daß die Fruchtblattränder hier sich nicht voneinander gesondert haben. Hier findet namentlich, wo die Zahl der Samenanlagen eine reduzierte ist, mit Vorliebe die Bildung derselben statt, eine Erscheinung, die damit zusammenhängen dürfte, daß in diesem basalen Kessel der geschützteste Platz ist. Wenn hier nur eine Samenanlage sich befindet, pflegt sie Medianstellung einzunehmen, während weiter oben die Fruchtblattränder die Ursprungsstellen sind (vgl. Ophioglossum, p. 662).

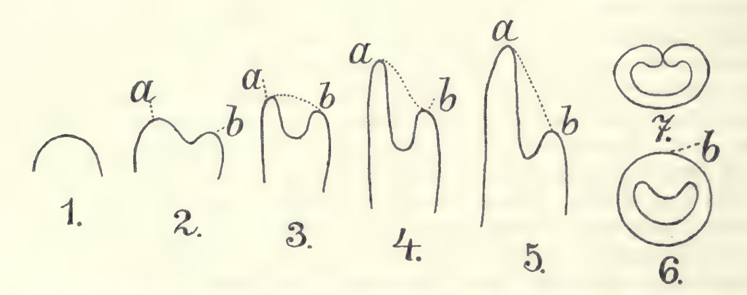


Fig. 487. Schema für die Fruchtblattentwicklung mancher Angiospermen (mit Sohlenbildung). *1—5* im Längsschnitt, *6* u. *7* im Querschnitt.

Das Gynaeceum bildet ursprünglich das Schlußgebilde der Blüte, diese Stellung wird bei perigynen und namentlich bei epigynen Blüten mehr oder minder frühzeitig verändert; Entwicklungsgeschichte und Vergleich zeigen uns, wie dieser Vorgang zustande kommt, und daß keinerlei wesentliche Differenz im Aufbau des Gynaeceums hypogyner und epigyner Blüten besteht. Auch Übergangsformen zwischen denselben sind bekannt. Trotzdem wird es instruktiver sein, sie in der Darstellung gesondert zu behandeln.

Zur Terminologie sei noch folgendes bemerkt: Die auf die Zahl der Fruchtblätter bezüglichen Ausdrücke monomer, dimer, polymer erklären sich ohne weiteres. Was das gegenseitige Verhalten der Fruchtblätter anbelangt, so unterscheidet man jetzt meist nur apokarpe Gynäceen (bei welchen die einzelnen Fruchtblätter nicht miteinander verwachsen sind) und synkarpe, bei denen zwei oder mehr Fruchtblätter sich zur Bildung eines Fruchtknotens vereinigen. Es scheint mir aber zweckmäßig, auch den Ausdruck „parakarp“ beizubehalten. Darunter sind Fruchtknoten zu verstehen, deren Fruchtblätter nur mit den Rändern verwachsen (ihre gegenseitige Lage entspricht der „klappigen“ Knospenlage), während bei synkarpen Gynäceen die Verwachsung auch (bildlich gesprochen) auf der Fläche, und zwar der Außenfläche der Fruchtblätter erfolgt. Parakarp sind z. B. die unten zu besprechenden Gynäceen von Dionaea und Primula.

Die Samenanlagen können an den Fruchtblättern an verschiedenen Stellen entspringen, meist an den (oft mächtig angeschwollenen) Frucht-

blatträndern, aber auch auf deren Oberseite (Butomus, Cabomba u. a.) und auf der Unterseite. Da letzterer Fall, trotz seines nicht gerade seltenen Vorkommens auch neuerdings ausdrücklich von Celakovsky in Abrede gestellt wird, so sei hier besonders darauf hingewiesen. Ich habe schon früher[1]) gezeigt, daß er sich findet in synkarpen Fruchtknoten, deren Ränder stark nach einwärts geschlagen, aber nur auf einer verhältnismäßig kleinen Strecke verwachsen sind. So z. B. b. Erythraea, deren Fruchtknoten aus zwei, verhältnismäßig spät miteinander verwachsenden Fruchtblättern gebildet ist.

Die eingeschlagenen Ränder tragen, wie Fig. 488 *II* und *III* zeigt, die Samenanlagen auf der Unterseite und am Rande der Fruchtblätter, es geht zugleich aus der Abbildung hervor, daß die Einkrümmung der Fruchtblattränder im Verlauf der Entwicklung zunimmt, und ganz Analoges findet sich in anderen Fällen. Betreffs der Frage, welche Stellung der Samenanlage, randständige oder flächenständige, als die primitivere zu bezeichnen sei, kann auf das bei den Sporophyllen der Farne und der Gymnospermen kurz Angeführte hingewiesen werden, es sind das Fragen, die derzeit eine irgend sichere Lösung nicht erwarten lassen.

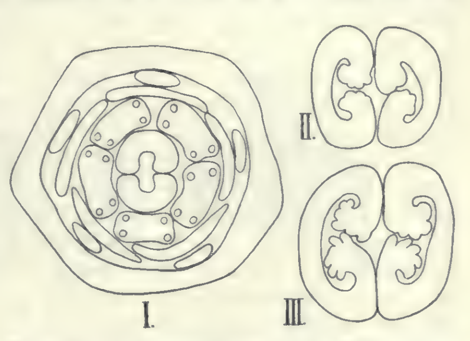


Fig. 488. *I* Querschnitt durch eine Blütenknospe von Erythraea pulchella. In der Mitte die beiden Fruchtblätter, welche sich mit den Rändern berühren, Samenanlagen noch nicht vorhanden. *II* und *III* Querschnitte durch ältere Fruchtknoten, die Fruchtblattränder haben sich stärker nach innen eingekrümmt und Samenanlagen auf ihrer Unterseite erzeugt. (Vergr.)

A. Oberständiges Gynaeceum.

I. Apokarpe Fruchtknotenbildung.

Den einfachsten Fall bietet die Bildung eines Fruchtknotens aus einem einzigen Fruchtblatt (Makrosporophyll = Karpell), das ursprünglich offen, später mit den Rändern verwächst und die Samenanlagen an den verwachsenen Rändern trägt. So ist es z. B. bei den Papilionaceen. Das einzige Fruchtblatt entsteht hier, noch bevor sämtliche Staubblätter angelegt sind, in Form eines die eine Seite der Blütenachse umfassenden Hufeisens, allmählich aber umfaßt die Karpellanlage den ganzen Achsenscheitel (wie z. B. die Anlage eines Grasblattes). Das Wachstum ist aber immer auf der Seite das geförderte, wo ursprünglich schon die höchste Erhebung war. Auf einem späteren Stadium[2]) finden wir das Karpell in einer Form, welche Payer treffend mit der eines auf einer Seite aufgeschlitzten Sackes vergleicht: die Spalte wird gebildet von den einander genäherten, aber noch nicht verwachsenen Rändern. Die Samenanlagen sprossen aus diesen Blatträndern hervor, bilden also

[1]) Vergl. Entwicklungsgesch. (1883), p. 432. Später ist, wie ich aus einem Referate im Bot. Centralblatt, 50. Bd. entnehme, p. 375 Chauveaud für Asclepiadeen und Apocyneen zu demselben Resultate gekommen. Vgl. übrigens auch A. Braun, Über die Gymnospermie der Cycadeen (Monatsber. der Berliner Akademie), p. 352.

[2]) Als Untersuchungsmaterial wurde Vicia Faba benützt.

im Fruchtknoten zwei, der Mittellinie des Fruchtblattes gegenüberliegende Reihen, und indem die Ränder später vollständig miteinander verwachsen, entsteht das bei den Papilionaceen als Schote bezeichnete Fruchtgehäuse, welches ursprünglich einfächerig ist und nur bei wenigen Arten durch leistenförmige Wucherungen der Karpell-Innenseite in Längs- (Astragalus) oder Querfächer (Cassia fistula) geteilt wird, eine Erscheinung, welche auch in anderen Fruchtknoten nicht selten ist.

Zahlreiche monomere Fruchtknoten finden sich bei vielen Rosaceen und Ranunculaceen. Bei den ersteren, von denen die Unterabteilung der Dryadeen hier etwas näher ins Auge gefaßt werden soll, sind die Blüten perigynisch, d. h. Kelch-, Kronen- und Staubblätter stehen auf einer becherförmigen Blütenachsenzone. welche den oberen kuppelförmig gewölbten Teil der Blütenachse umgiebt, der die Karpelle trägt. Die Karpelle entstehen auf der letzteren in Vielzahl. und zwar treten die ersten derselben z. B. bei den Rubus-Arten auf, ehe die Staubblätter auf der becherförmigen Blütenachsenzone alle angelegt sind. Ein einzelnes Karpell von Geum[1]), Rosa etc., hat anfangs die Form eines halbkugeligen Höckers, der bei weiterem Wachstum sich abflacht, ganz wie eine gewöhnliche Blattanlage. Die Oberfläche wird konkav, die Ränder nähern sich, und zugleich findet eine bedeutende Verlängerung statt, die Ränder schließen sich dann wie im vorigen Fall zusammen (Payer, Fig. 15, Taf. 100). Gleichzeitig aber erhebt sich auch die basale Partie des Blattes, die Sohle (vgl. das oben p. 734 Bemerkte). Dabei läßt sich hier wie in anderen Fällen eine Reduktion in der Zahl der Samenanlagen deutlich bemerken: die Spiraeaceen haben noch zahlreiche randbürtige, bei Rosa sind es deren zwei, die unmittelbar oberhalb des unteren, sackförmigen Teiles entspringen, bei Geum verkümmert von den zwei Samenanlagen regelmäßig eine schon frühe, häufig unterbleibt auch ihre Bildung ganz und gar, und die eine übrig bleibende nimmt dann nahezu Medianstellung ein; sie steht wie unmittelbar oberhalb des für ihre Weiterentwicklung bestimmten unteren sackförmigen Teiles des Fruchtknotens. Ein ganz ähnlicher Vorgang: Reduktion der Samenanlagen auf eine einzige und Medianstellung derselben, läßt sich bei den Ranunculaceen beobachten. Die Fruchtblätter von Ranunculus, Myosurus u. a. stehen in „spiraliger“ Anordnung auf dem konischen Blütenvegetationspunkt. Sie produzieren hier nur je eine Samenknospe. Das Karpell wird wie bei Rosa auf seiner Oberfläche konkav (vgl. Fig. 487 *II*), dann wird es kapuzenförmig, und die ursprünglich freien Ränder nähern sich, um später zu verwachsen. Dicht unterhalb der Stelle, wo die Verwachsung beginnt, entspringt die Samenanlage, bei Ranunculus scheinbar (im Längsschnitt) aus der Achsel des Karpells, in Wirklichkeit aber, wie dies namentlich Anemone zeigt, auf dessen Fläche und zwar eben aus der „Sohle“ des Karpells, genau unterhalb der Mitte des von den beiden zusammengewölbten Karpellrändern begrenzten Spaltes. Ist die Samenanlage von der Karpellsohle nicht deutlich abgegrenzt, so erscheint sie im Längsschnitt als die direkte Verlängerung derselben, und es sieht so aus, als wäre die Samenanlage achselständig. So ist sie früher teilweise auch aufgefaßt worden. Andere Ranunculaceen, wie Clematis calycina (Payer, a. a. O., Taf. 58, Fig. 18 und 19), besitzen außer dieser medianen Samenknospe noch je zwei weitere an jedem Karpellrand: ein Uebergang

---

[1]) Vgl. ausser Payer, Taf. 100 ff., auch Warming, De l'ovule, Ann. d. scienc. nat., 6. ser. Bot., T. 5, p. 181 ff.

zu dem Verhalten von Helleborus, welcher, wie die Papilionaceen und Spiraeaceen, zahlreiche randbürtige Samenanlagen in jedem Fruchtblatt aufweist. Die kapuzenförmige Aushöhlung oder Sohlenbildung des Fruchtblattes beruht genau auf demselben Vorgang wie die Bildung der gespornten Petala von Delphinium (vgl. PAYER, Organog., Taf. 55, Fig. 20—27), auch dort konkave Aushöhlung der Oberseite, verbunden mit dem Auftreten eines Querwulstes an der Basis des Petalums, genau so wie bei der Bildung der Schläuche von Utricularia oder der zu Nektarien umgebildeten Petala von Helleborus.

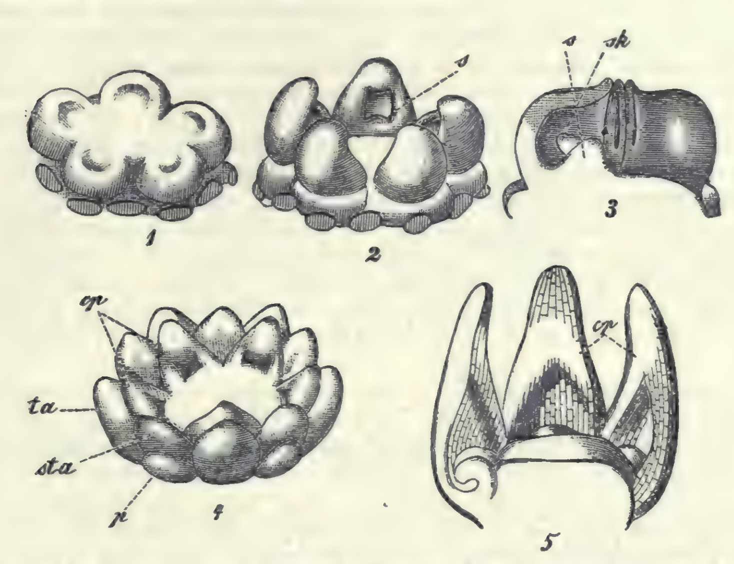


Fig. 489. (Nach PAYER.) *1—3* Ailanthus glandulosa, Fruchtknotenentwicklung, bei *s* Sohle der Fruchtblätter, *sk* Samenknospe. *4* und *5* Coriaria myrtifolia: die Samenanlagen (*sk*) entspringen wie bei Ailanthus vor der Mitte der Fruchtblätter, eine „Sohle" ist hier aber nicht wahrzunehmen.

Mit mehr Recht, als bei den Ranunculaceen, kann man bei einigen anderen apokarpen Gynäceen von Samenknospen sprechen, welche scheinbar[1]) in der Achsel des Karpells aus der Blütenachse entspringen. Die Fig. 489 giebt dafür zwei sehr instruktive Beispiele. Bei beiden, bei Ailanthus wie bei Coriaria, werden unterhalb des breiten, abgeflachten Vegetationspunktes fünf Karpelle angelegt. Die Karpelle von Ailanthus nun zeigen eine ganz ähnliche Kapuzenbildung wie die von Ranunculus, wie dies namentlich in Fig. 489 *2*, an dem hinteren Karpell zu sehen ist. Bei *s* ist die Karpellsohle, oberhalb derselben ein breiter, viereckiger Spalt, der später durch Verwachsung der Ränder geschlossen wird (Fig. 489 *3*); daß (ähnlich wie bei den Papilionaceenkarpellen) der Spalt sich nicht bis zur Karpellspitze fortsetzt, beruht nicht darauf, daß hier ein der Sohlenbildung analoger Prozeß eintritt, sondern auf starkem Flächenwachstum unterhalb der Karpellspitze. Das Karpell sitzt hier aber der Blütenachse mit breiterer Basis auf, als bei Ranunculus, infolge davon sieht es auf einem Längsschnitte so aus, als

[1]) Daß die Ansicht PAYER's aber auch hier unhaltbar ist, wurde schon in der „Vergl. Entwicklungsgeschichte" (1883) betont.

ob die Karpellsohle (s. Fig. 489 *3*) eine Sprossung der Blütenachse selbst sei. Der Vorgang ist aber, wie auch die genauere Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zeigt[1]), ein ganz ähnlicher wie bei Ranunculus, nur daß eben die Trennung zwischen Karpell und Blütenvegetationspunkt eine weniger scharfe ist. Bei Coriaria dagegen sehen wir diesen Vorgang noch weiter fortgeschritten. Die Karpellsohle ist hier auf dem Längsschnitte von dem Blütenvegetationspunkte nicht abgegliedert. Aber eine genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung[2]) würde auch hier wohl zeigen, daß sie ebenso wie bei Ailanthus als Teil des Karpells entsteht, aber mit dem Blütenvegetationspunkte zusammen emporwächst, so daß eine Abtrennung beider nicht hervortritt; wir können uns die (lediglich „ideale") Grenze etwa so verlaufend denken, wie sie in Fig. 489 bei dem Karpell links durch Strichelung angedeutet ist. Der Ursprung der Samenanlage ist hier also kein wesentlich anderer, als in den oben erörterten Fällen. Und dieselbe Ableitung gilt in den Fällen, wo nur ein Fruchtblatt vorhanden ist und dieses bei seiner Entstehung die Substanz des Blütenvegetationspunktes aufbraucht, wie z. B. bei den Gräsern, wo man die Samenanlage auch als aus dem Blütenvegetationspunkte entspringend betrachtet hat. Ein solcher ist aber hier nicht mehr vorhanden, er ist in die Bildung des Karpells aufgegangen und auch die Thatsache, daß die Samenanlage später auf die Seitenwand des Fruchtknotens verschoben wird, spricht dafür, daß sie dem Fruchtblatte angehört.

In verschiedenen Familien finden sich neben Formen mit apokarpen Gynäceen solche mit synkarpen, oder mit Übergängen zwischen beiden. Es lassen sich zunächst zwei Kategorien synkarper Gynaeceum-Entwicklung unterscheiden: solche, die mit und solche, die ohne Beteiligung der Blütenachsenspitze zustande kommen. Daß beide Kategorien auch hier nicht scharf trennbar sind, zeigt sich schon in der Thatsache, daß in ein und demselben Fruchtknoten die untere Partie nach dem zweiten, die obere nach dem ersten Modus zustande kommen kann. Im folgenden handelt es sich bei der großen Mannigfaltigkeit der hier stattfindenden Vorgänge nur um Hervorhebung einiger Beispiele.

II. Synkarpe Fruchtknotenbildung.

a) Ohne Beteiligung der Blütenachse. Je nach dem Areal des Blütenbodens, welches die Fruchtblätter beanspruchen, ist auch die Placentation eine verschiedene. Teilen die Fruchtblätter bei ihrer Entstehung den Blütenboden unter sich auf, so entsteht ein zwei- bis mehrfächeriger Fruchtknoten, welcher die Placenten an den Scheidewänden (septal) trägt; lassen sie eine mittlere Zone des Blütenbodens frei (welche im Wachstum zurückbleibt), so entsteht ein einfächeriger Fruchtknoten mit parietaler Placentation. Der erstere Fall soll zunächst besprochen werden, weil der letztere sich dem nächstzubesprechenden (mit Beteiligung der Achse) besser anschließt.

α) Mit septaler Placentation.

Wir können hierbei ausgehen von Fällen wie sie für Acer oben besprochen und abgebildet wurden. Die Fruchtblätter brauchen den Blütenvegetationspunkt ganz auf, auf der Oberseite jedes derselben entsteht

---

[1]) Vgl. SCHAEFER, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Placenten. Flora, 73. Bd., 1900, p. 69 ff.

[2]) PAYER's Figuren reichen hierbei nicht aus.

die früher besprochene Vertiefung. Es entsteht dadurch ein von Anfang an zweifächeriger Fruchtknoten, dessen Scheidewand dadurch sich bildet, daß die beiden Fruchtblätter in ihrem Basalteile sich nicht sondern, vielmehr hier gemeinschaftlich emporwachsen. Diesem Verhalten schließt sich — mutatis mutandis — an das anderer Pflanzen, wie der Boragineen und Labiaten. In jedem Fach entstehen hier nur zwei Samenanlagen. Ganz derselbe Vorgang würde es sein, wenn statt dieser in jedem Fach eine, mehrere Samenanlagen tragende Placentawucherung sich bilden würde. So ist es z. B. im Fruchtknoten der Solaneen und Scrophularineen (vgl. Fig. 490 *A*, welche zwar einen Querschnitt durch einen unterständigen Fruchtknoten darstellt, aber dieselbe Placentation zeigt), bei welchen ich früher noch eine Beteiligung der Achse annahm, veranlaßt

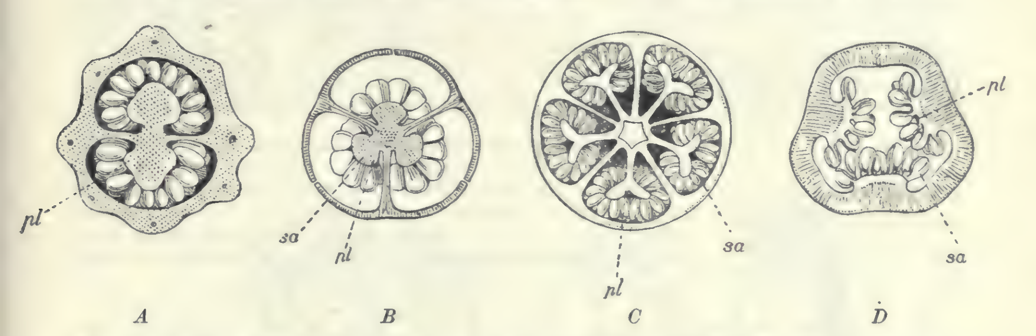


Fig. 490. Fruchtknotenquerschnitte nach LE MAUORT und DECAISNE (Lehrb.). *A* Lobelia. *B* Diapensia. *C* Rhododendrun. *D* Passiflora. *pl* Placenten, *sa* Samenanlagen.

durch die unvollständigen und deshalb unrichtig gedeuteten Angaben von PAYER u. a. Wie schon die auch von mir hervorgehobene Thatsache, daß der Fruchtknoten in seinem oberen Teile einfächerig (mit zwei parietalen Placenten) ist, vermuten läßt, und SCHAEFER auf meine Veranlassung auch entwickelungsgeschichtlich nachgewiesen hat, ist der Vorgang vielmehr ganz derselbe, wie bei Acer: die Karpelle brauchen den Blütenboden ganz auf und bilden durch den oben angeführten Vorgang gewissermaßen eine Doppelsohle (die Scheidewand); der Rand des Fruchtknotenbechers zeigt an den den Fruchtblattspitzen entsprechenden Rändern ein gesteigertes Wachstum, und auch die Seitenteile erheben sich etwas an der „Verwachsungsstelle“, dort die parietalen Teile der Placenten bildend. Im übrigen ist die Frage, wieweit die Blütenachse in die Fruchtknotenbildung mit hineingezogen wird, eigentlich von recht untergeordneter Bedeutung[1]). Doch seien als Beispiel für septale Placentation mit Beteiligung der Blütenachse noch angeführt die Oxalideen und Caryophylleen. Bei Oxalis stricta (Fig. 491) entstehen die fünf Fruchtblätter in einem Wirtel um die breite, abgeflachte Spitze der Blütenachse, sie brauchen diese also nicht vollständig auf. Jedes Fruchtblatt zeigt auch hier die oben beschriebene Sohlenbildung, aber die Blütenachse, von der die Sohlen sich nicht trennen, wächst mit diesen empor. Es entsteht so ein fünffächeriger Fruchtknoten, bei welchem die oberen freien Teile der Fruchtblätter die Griffel bilden. Ein Querschnitt durch den unteren Teil, den eigentlichen Fruchtknoten, zeigt also eine mittlere

[1]) Selbst verwandte Formen können sich hierbei, wie es scheint, verschieden verhalten, so die unten anzuführenden Caryophylleen.

Partie, an welche die Ränder der Karpelle sich ansetzen, sie bleiben aber mit dieser mittleren Partie vereinigt, und an den Stellen der Mittelsäule, wo die Karpellränder sich ansetzen, verlaufen in jedem Fache zwei Längsleisten: die Placenten. Ohne Zweifel entsprechen diese letzteren je einem Randteile eines Fruchtblattes, das sich nur eben von dem Gewebe des Blütenvegetationspunktes[1]) nicht getrennt hat. Ganz ähnlich ist der Vorgang bei Impatiens und in anderen Fällen, auch bei Caryophylleen, wie Lychnis, Malachium, Silene u. a., denen zuweilen immer noch eine „freie" Centralplacenta zugeschrieben wird, weil die Scheidewände hier frühzeitig aufgelöst werden. Es ist nicht richtig, wenn VAN TIEGHEM a. a. O. p. 181 sagt: „On voit dont combien est grande l'erreur de l'organogéniste qui ne voit dans cette colonne centrale complexe qu'un axe simple qui produirait les ovules à sa surface", vielmehr zeigt auch die Entwicklungsgeschichte[2]) bei genauer Betrachtung, daß die Placenten „entsprechen" den mit der Achse verschmolzenen Fruchtblatträndern, dabei treten in dieser großen Familie Übergangsstufen auf, von dem Verhalten, bei welchem der Blütenvegetationspunkt für die Fruchtblattbildung ganz verbraucht wird, bis zu dem, wo die Blütenachse als verhältnismäßig breites Stück übrig bleibt, das auch anatomisch (durch besondere Gefäßbündel) hervortritt. Es ist ja ohne weiteres verständlich, daß eine lange, massige Säule in der Mitte des Fruchtknotens, welche Material für die Entwicklung der Samen aufspeichert, auch anatomisch besonders ausgerüstet sein muß. Zugleich sehen wir, daß der Frage, ob die Blütenachse an der Fruchtknotenbildung beteiligt ist, keinerlei hervorragende Bedeutung zukommt.

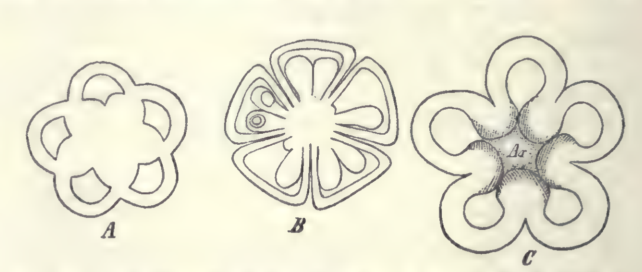


Fig. 491. Querschnitte durch den Fruchtknoten von Oxalis stricta. *A* junger Fruchtknoten vor Anlage der Samenknospen. *B* älterer Fruchtknoten, in dessen Fächern je zwei Reihen Samenknospen sich befinden. *C* Querschnitt durch den oberen Teil eines Fruchtknotens etwas älter als *A*, die Ränder der Fruchtblätter setzen sich dem Blütenvegetationspunkt (*Ax*) an, mit welchem sie weiter unten ganz vereinigt bleiben.

β) Parietale Placentation.

Hier bleibt der Blütenvegetationspunkt am Grunde des Fruchtknotenbechers, die Placenten erreichen ihn nicht (Fig. 490 *D*) und erscheinen deshalb als Hervorragungen der Fruchtknotenwand. Ein Beispiel mag genügen.

Die Fruchtblätter von Cistus populifolius (Fig. 492) werden angelegt in Form von Querwülsten, die einander zwar ziemlich genähert sind, aber anfangs doch nicht unter sich zusammenhängen.

In Fig. 492 *I* sehen wir den Fruchtknoten schon in Becherform mit fünf ausspringenden Kanten, deren Spitzen der Mitte der Frucht-

[1]) Anatomisch tritt das Achsengewebe bei Oxalis stricta nicht hervor, die in der „Centralsäule" des Fruchtknotens verlaufenden Bündel gehören den Fruchtblatträndern (im oben angegebenen Sinne) an.

[2]) Vgl. Entwickelungsgesch., p. 372, Miss G. LISTER, On the origin of the placentas in te tribe Alsinae of the order Caryophylleae, Linn. Soc. Journ. Botany, Vol. XX, 1883, p. 422 ff., SCHAEFER a. a. O.

blattanlagen entsprechen, welche schon auf gemeinschaftlicher ringförmiger Basis emporgehoben worden sind. An derjenigen Stelle des offenen Fruchtknotenbechers, welcher der Trennungslinie zwischen je zwei Karpellanlagen entspricht, sehen wir je einen auf der Innenwand des Fruchtknotenbechers verlaufenden dicken Längswulst auftreten: die Placenten. Die freien, die Ecken des Fruchtknotenbechers oben abschließenden Karpellränder wachsen nun in manchen Fällen, z. B. Reseda, Hypericum-Arten, zu eben so vielen Griffeln aus, indem sich die Ränder aneinanderlegen und so die Griffelröhre bilden. Wir haben dann also eine Fruchtknotenhöhlung, auf welche mehrere distinkte Griffel zuführen. Bei Cistus ist dies nicht der Fall, hier wird die Griffelröhre gebildet durch starke Verlängerung des oberen Teiles des Fruchtknotenbechers. Daß derselbe seinen Anfang genommen hat mit der Bildung von fünf distinkten Fruchtblättern, läßt sich äußerlich nur noch an dem Vorhandensein von fünf Narben erkennen (Fig. 492). Die Placenten dringen als Leisten bis in die Mitte des Fruchtknotens hin vor und tragen jederseits zwei Reihen von Samenanlagen, der Fruchtknoten wird dadurch unvollkommen fünffächerig.



Fig. 492. Cistus populifolius (nach PAYER). *1* Blüte seitlich von oben; der Fruchtknotenbecher mit fünf Placentawülsten ist angelegt, unterhalb derselben zahlreiche Staubblätter. *2* Halbierter Fruchtknotenbecher mit Placentawülsten vor Auftreten der Samenanlagen. *3* Älterer Fruchtknoten von außen, der obere Teil desselben wird später zum Griffel.

Ein solcher einfächerig angelegter Fruchtknoten kann übrigens mehrfächerig werden durch verschiedene Vorgänge: bei den meisten Cruciferen durch Bildung einer „falschen Scheidewand", welche durch Verschmelzung zweier Wucherungen entsteht, die von den Placenten ausgehen; bei den Geraniaceen tragen die Placenten nur im unteren Teil des Fruchknotens Samenanlagen, im oberen verwachsen die Placenten miteinander zu einer den Griffelkanal einschließenden Säule, von der sich später die Fruchtknotenwand in Form von fünf Klappen ablöst, ein Vorgang der zu der Verbreitung der Samen in engster Beziehung steht.

III Parakarpe Gynäceen.

Ausgegangen sei von Dionaea. Fig. 493 zeigt einen Querschnitt durch den unteren Teil des Fruchtknotens dieser Droseracee. Es sind fünf Fruchtblätter miteinander „verwachsen", und zwar in der oben angeführten Weise, so daß nur die Ränder sich berühren. Wir finden im Innern des Fruchtknotens eine ringförmige Anschwellung, welche in von innen nach außen fortschreitender Reihenfolge Samenanlagen erzeugt. Wie der Längsschnitt Fig. 493 *II* zeigt, gehört diese Anschwellung

offenbar den Fruchtblättern an, sie stellt die nicht von einander gesonderten Basaltteile der Fruchtblätter dar. Es ist auch nicht mehr möglich, die Samenanlagen zusammenzusuchen, die jedem einzelnen Fruchtblatte angehören. Die Vertiefung in der Mitte stellt den nicht zur Fruchtknotenbildung verwendeten Rest der Blütenmasse (*A*) dar. Wir können diesen Fall leicht vom gewöhnlichen ableiten: es findet keine Einkrümmung der Fruchtblätter statt, sondern es bildet sich ein parakarper Fruchtblattring, bei jedem der miteinander vereinigten Fruchtblätter erhebt sich die Basis und trägt die Samenanlagen.

Von diesem Verhalten läßt sich leicht das ableiten, welches wir bei Primulaceen, Lentibularieen u. a. finden, die „freie Centralplacenta". Hier unterbleibt die bei Dionaea noch deutliche Abgliederung des Placentarteiles der Fruchtblätter, der ganze nicht zur Bildung der Fruchtknotenwand verwendete Teil des Blütenvegetationspunktes erhebt sich in der Mitte des Fruchtknotens.

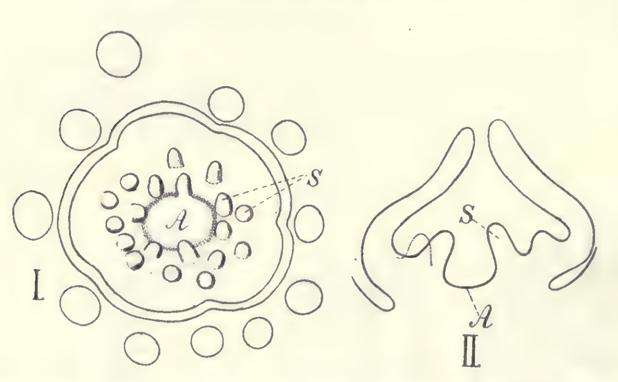


Fig. 493. Dionaea muscipula. *I* Querschnitt einer jungen Blüte, *A* Blütenvegetationspunkt, *S* Samenanlagen. *II* Längsschnitt durch den Fruchtknoten eines ähnlichen Entwicklungsstadiums.

Was ist nun diese „Centralplacenta"? Die „orthodoxe" Morphologie betrachtet die Centralplacenta als gebildet aus einer von den an ihr herauflaufenden Basaltteilen („Sohlen") der Fruchtblätter gebildeten Achse und thut sich auf diese Deutung sehr viel zu gut, gegenüber den „Genetikern", welche die Placenta für die Fortsetzung der Blütenachse allein erklärt haben. Die anatomische Schule dagegen betrachtet die Placenta als nur aus den Karpellsohlen gebildet, weil sie durchzogen ist von einem System von Leitbündeln, die ihren Gefäßteil nach außen kehren und mit dem Leitbündelsystem der Fruchtblätter in Verbindung stehen. Diese Thatsache ist aber keine allgemeine, wo die Placenta schmächtig ist, ist auch ihre Leitbündelversorgung vereinfacht, es findet sich bei Primula farinosa ein einfacher konzentrischer Strang in der Mitte der Placenta, ebenso bei Androsace villosa [1]) u. a. Das zeigt uns, daß die anatomische Struktur sich nach der Ausbildung der Placenta richtet, nicht umgekehrt, oder mit anderen Worten, die Leitbündelverhältnisse richten sich nach den Ansprüchen für die physiologische Leistung, nicht nach deren morphologischem Verhalten, sie bedürfen der Erklärung durch die ganze Konfiguration, können aber nicht eine solche geben. — Der hier vertretene Standpunkt läßt sich folgendermaßen ausdrücken: In der centralen freien Placenta lassen sich weder „appendikuläre" noch „axile" Teile unterscheiden. Sie ist eben eine Placenta, die wahrscheinlich zustande gekommen ist durch einen Vorgang, ähnlich dem oben im Anschluß an Dionaea angenommenen, die aber

---

[1]) VIDAL, Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales, Grenoble 1900.

jetzt eine der Blüte eigentümliche Neubildung darstellt. Oder kann vielleicht die orthodoxe Morphologie angeben, wo die Achse anfängt und die Karpellsohlen aufhören? Mag sie also die Melodie, daß es bei aller Entwicklung eigentlich nichts Neues gebe, sondern nur eine „kongenitale" Vereinigung des Alten, noch so oft singen — es ist damit eine Einsicht in den Vorgang selbst nicht gewonnen. Daß in abnormen Fällen die Placenta sich in einen Sproß verlängern kann, beruht nach unserer Anschauung darauf, daß auch die Umbildung einer Laubsproßanlage zu einer Blüte ein allmählich sich vollziehender Vorgang ist, bei dessen Störung dann der Scheitel der Blütenachse als Sproß weiterwachsen kann. Eigentümlich ist, daß bei manchen Primulaceen (besonders bei Soldanella) ein Fortsatz der Placenta sich in den Griffel hineinerstreckt — wahrscheinlich ist er beteiligt bei der Leitung resp. Ernährung der Pollenschläuche. Biologische Beziehungen, welche das Auftreten einer freien Centralplacenta verständlich machen könnten, sind bis jetzt nicht bekannt. Daß die freie Centralplacenta wie sonst Stoffe enthält, die bei der Samenentwicklung verwendet werden, braucht kaum bemerkt zu werden, denn das ist bei anderen Placenten auch der Fall.

B. Unterständiger Fruchtknoten.

Es wiederholen sich hier alle Gestaltungsverhältnisse, welche wir am oberständigen Fruchtknoten kennen gelernt haben, also namentlich die verschiedenen Arten der Placentation und außerdem das Verhalten, daß der Blütenvegetationspunkt entweder von den Fruchtblättern ganz aufgebraucht wird oder ein Stück desselben übrig bleibt. Auf Grund zu wenig genauer entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gelangte man früher zu der Anschauung, daß der eigentliche Fruchtknoten bei den epigynen Blüten von der becherförmig gestalteten Blütenachse gebildet sei, die Fruchtblätter aber nur die Griffel und Narben bildeten. Mit Recht hat die vergleichende Morphologie dieser Auffassung (welche auch jetzt noch in manchen Büchern sich findet) widersprochen. Denn auch die Entwicklungsgeschichte [1]) zeigt bei genauerer Betrachtung, daß die Fruchtblätter beim Aufbau der Fruchtknotenhöhlung beteiligt sind, und daß die Samenanlagen keinen anderen Ursprung haben als beim oberständigen Fruchtknoten. Gemeinsam ist allen unterständigen Fruchtknoten, daß der Blütenvegetationspunkt mehr oder minder frühzeitig sich konkav vertieft, die Blattgebilde der Blüte sprossen teils aus dem Rande, teils aus der Innenböschung dieser Vertiefung hervor. Ob man den Randteil des Bechers der Blütenachse oder einer „kongenitalen Verwachsung" der verschiedenen Blattkreise der Blüte zuschreiben will, ist ziemlich gleichgiltig, weil die Blütenachse eben mit der Hervorbringung der Blattgebilde der Blüte, wie oben betont, ihre Existenz aufgiebt [2]). Je früher die Blütenachse die Becherform annimmt, desto mehr werden wir im allgemeinen deren Zustandekommen der Blütenachse zuschreiben, je später, desto mehr wird sich das Verhalten dem ursprünglicheren nähern, wie es uns die hypogynen Blüten darstellen. Wenn wir in manchen Fällen, z. B. bei manchen Cacteen, sehen, daß die Außenfläche des unterständigen Fruchtknotens imstande ist, Blätter und Seitensprosse hervorzubringen, so kann über die Achsennatur der ersteren kein Zweifel sein, die Blütenachse ist hier spät in die Bildung des Fruchtknotens mithineingezogen worden, in anderen Fällen geschieht dies dagegen sehr früh, dann tritt die Achse, wie erwähnt,

---

[1]) GOEBEL, Zur Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens, Botan. Zeitung, 1886, p. 729; SCHAEFER a. a. O.

[2]) Was dann natürlich auch im anatomischen Bau sich ausprägt.

gegenüber den Blattgebilden der Blüte ganz zurück. Zwei Beispiele seien hier kurz angeführt.

a) Blütenvegetationspunkt nicht aufgebraucht. Besonders instruktiv ist das Verhalten mancher Rosifloren, bei denen Übergänge von perigynen zu hypogynen Blüten sich finden. Zu diesen Uebergängen gehören auch die Blüten einiger Pomaceen. Fig. 494 *1—6* stellt die Fruchtknotenentwicklung von Pirus Malus dar. Die Blütenachse ist in Fig. 494 *1* schon becherförmig ausgehöhlt, die fünf Fruchtblätter treten als Höcker auf der seichten inneren Böschung auf; sie nehmen den g a n z e n i n n e r e n R a n d d e r B ö s c h u n g ein, auf dem Grunde ist aber (auch noch in späteren Stadien) die flache Wölbung des Blütenvegetationspunktes (*v*) sichtbar, von hier aus würde sich eine gewöhnliche perigyne Blüte, bei welcher die Fruchtblätter a l l e i n den Fruchtknoten bilden, entwickeln, wenn die in Fig. 492, *4* (bei e i n e m Fruchtblatte r e c h t s) schraffierte Zone ein starkes interkalares Wachstum aufweisen würde, entsprechend der früher ausführlich besprochenen Wachstumsverteilung bei den Blättern der meisten angiospermen Pflanzen. Dies ist aber nicht der Fall. Vielmehr sehen wir, daß die Fruchtknotenhöhlung aufgebaut wird durch das Wachstum der in Fig. 494 *4* l i n k s schraffierten Zone[1]). Diese aber umfaßt 1) die Blütenachse, 2) die sie innen ganz bedeckende Basis der Fruchtblätter. Die durch Wachstum dieser Zone entstehende Fruchtknotenhöhlung ist also innen ausgekleidet von den Frucht-

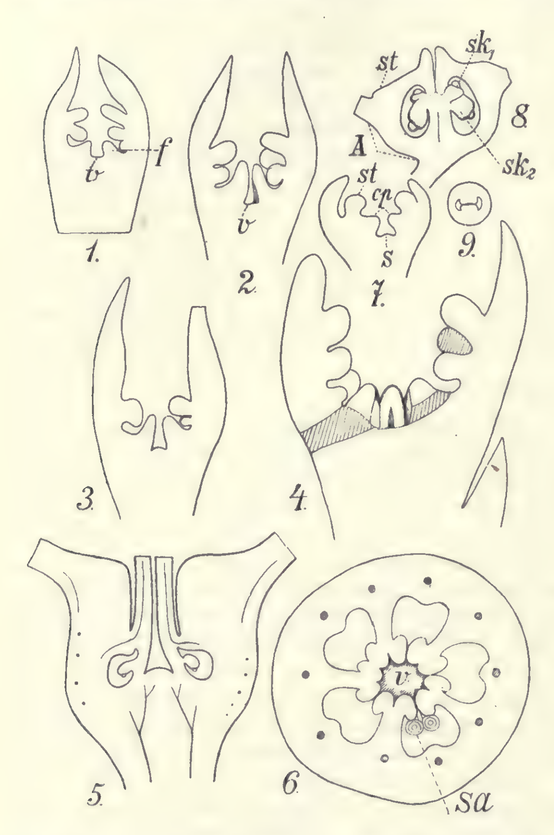


Fig. 494. *1—6* Pirus Malus. *1* junge Blüte im Längsschnitt, *v* Ende der Blütenachse, *f* Fruchtblatt. *2—5* ältere Stadien, betr. Fig. *4* vgl. den Text. *6* Querschnitt durch den Fruchtknoten. *7* Längsschnitt durch eine junge Blüte von Eryngium maritimum, *st* Staubblätter, *cp* Karpelle. *8* und *9* Angelica silvestris. *8* Längsschnitt, in jedem Fache befinden sich zwei Samenanlagen, von welchen die eine aufwärts gerichtete (sk_1 in dem Fache rechts) verkümmert, *d* Discus. *9* Querschnitt eines jungen Fruchtknotens, die Samenanlagen sind wandständig und entspringen an den Stellen, welche den „verwachsenen" Rändern entsprechen. Sie werden später emporgehoben.

[1]) Es ist dies ein weiteres Beispiel für die oben erwähnte Thatsache, daß verhältnismäßig geringe Verschiebungen der Wachstumszonen einen großen „Ausschlag" geben.

blättern, und wir können uns nicht wundern, daß die Placentation ganz dieselbe ist, wie bei oberständigen Fruchtknoten. Es handelt sich also um ein gemeinsames Wachstum von Blütenboden und Fruchtblättern, wie a. a. O. p. 732 hervorgehoben, ist dies auch bei vegetativen Sprossen eine weit verbreitete Erscheinung, so bei der „Berindung" der Sproßachsen von Chara und bei der Bildung der „Blattkissen" vieler Coniferen. Ganz ebenso ist es in anderen genauer untersuchten Fällen, wir sehen also, daß die Anschauung, wonach die Fruchtblätter nur die Griffel bilden sollen, nicht haltbar ist.

b) Als Beispiel für einen Fall, in welchem die Substanz des Blütenvegetationspunktes ganz aufgebraucht wird, seien die Umbelliferen angeführt (Fig. 494 *7—9*). Es wiederholen sich hier ganz die oben für Acer geschilderten Vorgänge, nur kombiniert mit der Thatsache, daß die Fruchtblätter nicht frei, sondern an ihrer Außenfläche mit dem Blütenvegetationspunkt vereinigt sind. Es sind also auch hier die beiden Fruchtblatt„sohlen", an denen die Samenanlagen entstehen, miteinander vereinigt, sie bilden eine Scheidewand. In jedem Fach sind zwei Samenanlagen, von denen aber eine — die nach aufwärts gerichtete — regelmäßig verkümmert, während die andere sich weiter entwickelt. Die Samenanlagen waren ursprünglich am Grunde des Fruchtknotens angelegt, sind dann aber durch die Wachstumsverteilung in der jungen Fruchtknotenhöhle nach oben verschoben werden. Dieser Vorgang findet sich auch sonst. So z. B. bei den Valerianeen. Diese haben drei Fruchtblätter, es wird auch ein dreifächeriger Fruchtknoten angelegt, aber nur in einem Fach eine Samenanlage, dies Fach wird auch viel größer als die beiden anderen. Die beiden übrigen Fruchtblätter beteiligen sich nur an der Bildung des Griffels und der Narben. In Fig. 495 *I* ist eine junge Blüte von Valeriana Phu im Längsschnitt dargestellt. Die Vergleichung von *I* und *III* zeigt zunächst, wie die Staubblätter mit der Blumenkronenröhre „verwachsen" durch Weiterentwicklung der mit *x* bezeichneten Zone. Die Samenanlage *s* ist als Höcker am Grunde des Fruchtknotens sichtbar, die Blütenachse ist von den Fruchtblättern hier ganz aufgebraucht. In *II* erscheint die Samenanlage etwas auf die rechte Seite verschoben durch einseitige Verbreiterung der Basis der Fruchtknotenhöhle. Nun wächst die unter der Samenanlage liegende Zone der Fruchtknotenhöhle, welche in Fig. 495 *II* punktiert und mit *y* bezeichnet ist, besonders stark hervor. Die Samenanlage muß dadurch innerhalb des Fruchtknotens emporgehoben werden, sie hängt später

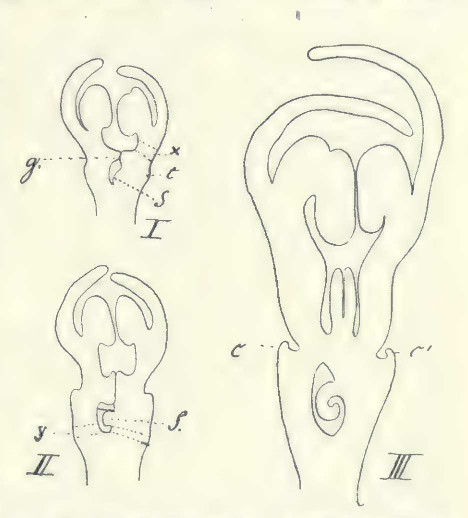


Fig. 495. Valeriana Phu. Längsschnitte durch Blüten verschiedener Entwicklung. *I* Blüte, bei der die Samenanlage *s* noch sehr jung ist, *g* Griffelanlage, *c* Kelch (rudimentär), *x* Zone, in welcher Staubblatt und Corolle gemeinsam wachsen. *II* u. *III* Ältere Stadien, die Samenanlage, welche erst grundständig war, wird nach oben verschoben.

von oben in die Fruchtknotenhöhle herab. Auch hier kennen wir die etwaige biologische Bedeutung dieser Verschiebung noch nicht. Aber es ist immerhin ein Fortschritt, daß die verschiedenen Formen der Fruchtknotenbildung sich zurückführen lassen auf die verschiedene Wachstumsverteilung in der Blütenanlage, denn es ist damit der Punkt bezeichnet, wo die weitere Forschung wird einzusetzen haben.

Im Vorstehenden ist in kurzen Zügen der Aufbau des Angiospermen-Gynaeceums geschildert. Es scheint nicht erforderlich, auf Einzelheiten, wie die Ausbildung von Griffel und Narben hier einzugehen, zumal auch dies in ersprießlicher Weise nur mit Berücksichtigung der Bestäubungsverhältnisse geschehen könnte. Auch eine Schilderung der Veränderungen, welche infolge der Befruchtung in den Blüten stattfinden und zur Fruchtbildung führen, muß hier unterbleiben. Eine bloß deskriptive Aufzählung der Fruchtformen würde den Zwecken dieses Buches nicht entsprechen. Die Beziehungen der Gestaltung der reifen Frucht (und Samen) zu ihrer Verbreitung aber sind in den letzten Jahrzehnten so oft zusammenfassend dargestellt worden, daß zu einer neuen Schilderung kein Bedürfnis vorliegt. Ein weiteres Problem, die Biologie der reifenden Frucht, d. h. die Beziehungen zwischen der Gestalt der Frucht und den Lebensverhältnissen (im weitesten Sinne) ist bisher kaum in Angriff genommen worden. Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß bei Trockenfrüchten vielfach Einrichtungen bestehen, welche eine ausgiebige Transpiration und damit rascheres Reifen ermöglichen. Die bedeutende Oberflächenentwicklung, welche viele dieser Früchte zeigen, steht in schroffem Gegensatz gegen die verhältnismäßig geringe, sich mehr oder minder der Kugelform annähernde bei den meisten fleischigen Früchten. Manche Einrichtungen, die man bis jetzt nur als Flugapparate an den reifen Früchten betrachtet hat, werden meiner Ansicht nach zunächst als Transpirationsapparate der reifenden Frucht betrachtet werden müssen, die nachher in den Dienst der Verbreitung treten können, aber nicht treten müssen. Denn es giebt auch geflügelte Früchte, welche aufspringen, nicht abfallen (z. B. Sophora tetraptera). Auch die lebhafte Rot- und Braunfärbung mancher reifenden Leguminosenhülsen mag die Wasserdampfabgabe derselben befördern, ebenso die exponierte Lage derartiger Früchte, von denen manche auch dadurch, daß sie herabhängen, leichter austrocknen werden. Untersuchungen darüber können aber nur mit eingehender Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse und auf experimentellem Wege ausgeführt werden.

Umgebildete Blüten. Es ist eine merkwürdige Thatsache, daß ein so eigenartig ausgebildetes und gegenüber dem vegetativen Sproß so tiefgreifend umgebildetes Organ wie die Blüte seinerseits wieder Umbildungen unterliegen kann. Als umgebildete Blüten werden wir alle diejenigen betrachten, welche der Funktion, ein oder mehrere normal entwickelte Sporophylle hervorzubringen, entfremdet sind. Hierher können wir also die Blüten rechnen, welche nur noch als „Schauapparate“ in Betracht kommen, aber an der geschlechtlichen Fortpflanzung keinen direkten Anteil mehr nehmen. Solche finden sich bei Compositen, Viburnum Opulus, Hydrangea-Arten, Muscari botryoïdes, einigen Orchideen u. a., auch die oben kurz erwähnten gefüllten Blüten ließen sich wenigstens teilweise hierher zählen.

Es ist, wie p. 181 angeführt, wahrscheinlich, daß hierbei Korrelationserscheinungen mit in Betracht kommen, die Umbildung trifft meist die

Blumenkrone, bei Muscari botryoïdes und Rhus Cotinus aber den Blütenstiel [1]). Eigenartiger noch sind die folgenden Fälle.

Bei Sesamum indicum finden sich in der Blütenregion unterhalb der normalen Blüten solche, die zu Drüsenorganen umgebildet sind. Es lassen sich meist noch die Anlagen von Kelch-, Blumenblättern und Staubblättern nachweisen. Erstere bleiben klein nnd unscheinbar, die Blumenblätter verdicken sich und werden zum Sekretionsorgane, das als dicker, gelbgefärbter, kreisförmiger Wulst sichtbar ist [2]), auch die Staubblätter werden zu dicken, keulenförmigen Sekretionsorganen. Die Anlage des Gynaeceums unterbleibt meist ganz oder bleibt nach den ersten Entwicklungsstadien stehen.

Bei Trifolium subterraneum [3]) dringt der Blütenstand in den Boden ein. Gegen Losreißen wird er geschützt dadurch, daß die oberen Blütenanlagen der Inflorescenz sich zu Organen umbilden, welche den Blütenstand im Boden verankern. An den untersten der umgebildeten Blüten sind noch alle Kelchzipfel vorhanden, während die übrigen Blütenteile verkümmert sind. Je weiter nach oben die Blüten stehen, desto weniger werden auch die Kelchzipfel ausgebildet, die obersten Blüten stellen nur kurze, dicke, kegelförmige, etwas gekrümmte Körper, ohne Spur von Blättern dar. Während aber die normalen Blüten fast keinen Stiel besitzen, erreicht dieser bei den umgebildeten eine Länge von 2—4 mm. Es geht aus dem Gesagten hervor, daß wir hier einen sehr lehrreichen Fall allmählicher Umbildung vor uns haben; es findet statt Hemmung der Blütenanlage (auf verschiedenen Entwicklungsstadien) und dann Umbildung nach einer anderen Richtung hin. Experimentell sind die Bedingungen der Neubildung hier näher zu untersuchen.

III. Die Fortpflanzungsorgane.

Die bisherige Schilderung der ungeschlechtlichen Generation der Pteridophyten und Samenpflanzen bezog sich nur auf die Vegetationsorgane, die, wie wir zuletzt sahen, als Träger der Fortpflanzungsorgane eigenartige Umbildungen erfahren können, eine Erscheinung, die uns auch bei der Geschlechtsgeneration der Bryophyten entgegentrat. Die Fortpflanzungsorgane der ungeschlechtlichen Generation sind die Sporangien.

Während bei den Bryophyten die ganze „ungeschlechtliche Generation“ (der Sporophyt) der Sporenbildung dient, und seiner Leistung nach demgemäß auch als Ein Sporangium bezeichnet werden könnte, sehen wir bei den übrigen Archegoniaten und den ihnen eng sich anschließenden Samenpflanzen die Sporenbildung nur einen verhältnismäßig kleinen Teil der ganzen Pflanze beanspruchen. Die Sporen entstehen in besonderen Gebilden, den Sporangien; der Besitz mehr oder minder umfangreicher Vegetationsorgane, welche die Sporenbildung oft eine Reihe von Jahren hintereinander wiederholen können, erlaubt meist die Bildung einer großen Zahl von Sporen, die bei einem Baumfarn z. B. viele Millionen beträgt. Daß auch die „Pollensäcke“ und „Samenanlagen“ der Samenpflanzen (resp. der Nucellus derselben) nichts anderes als Sporangien sind, ist eine nunmehr allgemein anerkannte Thatsache.

---

1) Vgl. betr. des Entwicklungsstadiums, in welchem die Umbildung erfolgt, FAMILLER a. a. O.

2) FAMILLER a. a. O.

3) WARMING, Botan. Centralblatt, 14. Bd., p. 157.

Im folgenden soll die Ausbildung der Sporangien, speciell der Zusammenhang zwischen Bau und Funktion, vergleichend kurz behandelt werden.

§ 1. **Die Sporangien der Pteridophyten.**

Einleitung.

Die Aufgabe der Sporangien ist einerseits die, die Sporen hervorzubringen, andererseits die, sie auszusäen[1]). In beiden Beziehungen wirken natürlich andere Organe der Pflanze mit, indem sie den Sporangien die nötigen Baumaterialien liefern und sie in eine Lage bringen, welche die Sporenaussaat erleichtert. Darauf ist bei Besprechung der Sporophylle schon hingewiesen worden, hier haben wir den beiden genannten Funktionen entsprechend zu betrachten einerseits den Entwicklungsgang der Sporangien, andererseits ihren Bau im fertigen Zustande. Mit letzterem sei der Anfang gemacht.

Wie bei den Antheridien und Archegonien (p. 388), lassen sich bei den Sporangien „eingesenkte" und freie unterscheiden. Erstere sind im Gewebe des Sporophylls eingeschlossen, letztere ragen über dasselbe hervor und sind dann meist mit einem kürzeren oder längeren Stiel versehen, welcher in der Jugend die Nahrungszufuhr besorgt und dem fertigen Sporangium die für die Sporenaussaat günstige Lage giebt; als Übergänge zwischen eingesenkten und freien Sporangien lassen sich die ungestielten, mit breiter Basis dem Sporophyll aufsitzenden Sporangien der Equiseten betrachten. Eingesenkt sind die Sporangien bei Ophioglossum, sowie die Mikrosporangien der meisten Samenpflanzen. Bei den Coniferen kommen beide Typen vor und ebenso Formen, die sich als Übergänge betrachten lassen (eingesenkt bei Abietineen, frei bei Cupressineen, equisetumähnlich bei Araucaria u. a.). Es ist klar, daß die Einsenkung der Sporangien ihre Ernährung, die freie Stellung und das Vorhandensein eines Stieles die Sporenaussaat begünstigt. Macht man einen Querschnitt durch ein junges Sporophyll von Ophioglossum pedunculosum, so findet man das Sporophyllgewebe, welchem die Sporangien eingesenkt sind, vollgepfropft mit Stärke (wahrscheinlich auch anderen Reservestoffen), welche von den heranreifenden Sporangien aufgebraucht wird. Sporangien, welche ihre Sporen fortschleudern, sind, soweit meine Erfahrungen reichen, niemals eingesenkt.

Die Übergangsformen zwischen eingesenkten und zwischen gestielten Sporangien, wie wir sie unten für Botrychium zu erwähnen haben werden, nehmen insofern ein besonderes Interesse in Anspruch, als sie uns gestatten, in die Herkunft des Stieles einigen Einblick zu gewinnen.

Wir können ihn entweder dem Sporangium selbst oder dem Sporophyll zuschreiben, eine Frage, die an sich ziemlich belanglos erscheint, aber für die Beurteilung des Zusammenhanges der Sporangienformen unter sich, namentlich auch für die Deutung der Makrosporangien der Samenpflanzen von Bedeutung ist. Es soll unten versucht werden, darzulegen, daß nicht bei allen Sporangien die Herkunft des Stieles dieselbe ist, daß namentlich die leptosporangiaten Farne sich in der Stielbildung ihrer Sporangien unterscheiden von den eusporangiaten und den übrigen Pteridophyten.

---

[1]) Das letztere unterbleibt bei den Makrosporangien der Marsiliaceen, Salviniaceen und denjenigen der Samenpflanzen, ebenso bei den Mikrosporangien der Salviniaceen und Marsiliaceen.

Symmetrieverhältnisse der Sporangien. Die Sporogonien der Bryophyten sind in ihrer weit überwiegenden Mehrzahl radiäre Gebilde. Wo eine dorsiventrale Ausbildung derselben vorkommt, wie z. B. bei Diphyscium und anderen Laubmoosen, läßt sie sich, wie wir sahen, auf eine früher oder später eintretende Änderung der radiären Ausbildung zurückführen, welche mit der Sporenverbreitung in Beziehung steht und durch äußere Faktoren (speciell einseitige Beleuchtung) veranlaßt wird (vgl. p. 303). Die Sporangien der Pteridophyten sind niemals radiär, abgesehen allenfalls von denen der Salviniaceen und Marsiliaceen, die wir aber als reduzierte Gebilde betrachten. Die meisten Sporangien sind dorsiventral (so die der Equiseten, Polypodiaceen, Schizaeaceen, Osmundaceen, die von Lycop. inundatum), andere — wenigstens annähernd — bilateral, so die der meisten Ophioglosseen und Lycopodinen. Es wird im folgenden zu untersuchen sein, inwieweit die Symmetrieverhältnisse der Sporangien zur Sporenverbreitung in Beziehung stehen; es wird sich zeigen, daß solche Beziehungen sich in einer Anzahl von Fällen sehr deutlich nachweisen lassen, auch da, wo die Gestalt der Sporangien eine asymmetrische wird, wie bei den Hymenophylleen. Speciell ist die Öffnungsrichtung der Sporangien abhängig von ihrer Gestalt und Lage, Verhältnisse, auf welche um so mehr eingegangen werden muß, als sie bisher viel zu wenig Berücksichtigung erfahren haben.

Daß die äußere Gestalt der Sporangien mit dem Ort ihres Auftretens in Beziehung steht, läßt sich in einigen Fällen deutlich erkennen. Wenn ein frei am Sporophyll entstehendes Botrychiumsporangium sich der Kugelform nähert, ein Lycopodiumsporangium parallel der Fläche des Blattes, in dessen Achsel es steht, die größte Ausdehnung besitzt, so braucht die Beziehung von Gestalt und Lage kaum hervorgehoben zu werden, auch die sackförmigen Equisetumsporangien sind so gestaltet, daß sie gerade unter den Raum, der durch das schildförmige Sporophyll gebildet wird, passen, Analoges wird für Hymenophyllen zu berichten sein. In anderen Fällen aber sind derartige einfache Beziehungen nicht wahrnehmbar.

Die Einrichtungen zur Sporenverbreitung bestehen vor allem in einem charakteristischen Bau der Sporangienwand, ähnlich wie wir dies für die Wand der Antheridien der Bryophyten und Pteridophyten nachweisen konnten. Nur handelt es sich bei den Sporen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle um eine Verbreitung durch Luftströmungen, nicht, wie bei den Spermatozoen durch Wasser. In den verhältnismäßig wenig zahlreichen Fällen, wo die Sporen in das Wasser entleert werden (Marsiliaceen, Salviniaceen, Jsoëteen) ist, soweit wir wissen, die Sporangienwand dabei nicht aktiv beteiligt, sie hat einen (wahrscheinlich durch Rückbildung) sehr vereinfachten Bau und verwittert schließlich, Erscheinungen, die erinnern an die bei wasserbewohnenden Bryophyten, welche, wie Riella, ihre Sporogonien unter Wasser reifen lassen. Bei den anderen (Luft-) Sporangien finden wir dagegen im Wandbau Einrichtungen zum Öffnen und vielfach auch solche zur Ausstreuung der Sporen. In *allen* Sporangien, welche ihre Sporen der Luft anvertrauen, findet sich (trotz gegenteiliger Angaben selbst in der neuesten Litteratur) durch den Bau der Sporangienwand vorgezeichnet, eine Öffnungsstelle, die wir als Stomium bezeichnen können. Die Zellen der Sporangienwand bedingen durch ihren charakteristischen Bau die Entleerung der Sporenmasse, sei es, daß diese nur freigelegt, resp. langsam herausgepreßt wird, sei es, daß eine Abschleuderung der Sporen stattfindet.

Andere, d. h. also nicht durch den Bau der Sporangienwand bedingte Verbreitungseinrichtungen finden sich nur bei Equisetum und bei Polypodium imbricatum in Gestalt der Organe, die man mißbräuchlich als „Elateren" bezeichnet hat, obwohl sie nach Bau und Funktion von den Schleuderzellen der Lebermoossporangien durchaus verschieden sind.

Was zunächst Equisetum betrifft, so sind hier bekanntlich die Sporen versehen mit zwei durch Spaltung des Epispors entstandenen häutigen Bändern, die sich bei Austrocknung ausstrecken, bei Befeuchtung um die Sporen herumwickeln. Man hat sie für Verbreitungsmittel der Sporen gehalten, da die entleerten Sporen, wenn sie abwechselnd mit feuchter und trockener Luft in Berührung kommen, Ortsbewegungen ausführen. Da aber die Sporen dabei sowohl einander sich nähern als entfernen können, ist damit eine Ausstreuung derselben nicht verbunden. Es fragt sich deshalb vor allem, wie die Elateren sich beim Öffnen der Sporangien verhalten. Darüber hat DE BARY eine gelegentliche Mitteilung gemacht[1]), die hier angeführt sei. „Läßt man einen dehiscierenden Sporangienstand ganz ruhig in trockener Luft stehen, so werden die Sporen aus ihren Behältern langsam hervorgepreßt, infolge der durch Austrocknen fortschreitenden Schrumpfung der Sporangienwände. Die Elateren der jedesmal ausgetretenen strecken sich; da sie hierbei aber nie ganz gerade werden und wohl auch unter Mithilfe der Rauhigkeiten ihrer Außenfläche, haken sie sich locker an andere an. Nach längerer Zeit kommen auf diese Art große, locker-wollige Flocken zustande, welche leicht in kleinere Flocken zerstäuben". . . Diese Flocken bestehen aber fast immer aus mehreren, zuweilen aus vielen Sporen, die so zusammen ausgesät werden, eine Einrichtung, deren Nutzen aus der früher angeführten (p. 407) Thatsache erhellt, daß die Prothallien der Equiseten normal diöcisch sind. Die „Elateren" verhindern also eine Vereinzelung der Sporen. Indes möchte ich DE BARY's Beobachtung noch hinzufügen, daß dies meiner Ansicht nach doch nicht die einzige Funktion der Elateren ist, sondern, daß sie als Flugapparate in Betracht kommen. Eben dadurch, daß die Sporen in lockeren Flocken sich verbreiten, bieten sie dem Winde eine größere Oberfläche dar. Wenn die Sporenflocke auf feuchten Grund gelangt, wird sie durch Aufrollung der Elateren kleiner und (durch Wasseraufnahme) schwerer, teilweise werden wohl die Elateren auch eine vorläufige Befestigung an Rauhigkeiten des Substrates bewirken, während von einem trockenen Platze die Flocke weiter weggeweht werden kann. Übrigens sind die Sporen auf langes Herumfliegen in der Luft nicht eingerichtet, da sie ihre Keimfähigkeit rasch einbüßen.

Der zweite hier anzuführende Fall ist der von Polypodium imbricatum[2]). In den Sporangien dieses epiphytischen Farn finden sich außer den Sporen feine, hygroskopische Fasern, die schwach verkorkt sind, sie entstehen aus dem Plasma der eingewanderten Tapetenzellen (s. u.). Die Funktion der „Elateren" ist hier nicht bekannt, KARSTEN nimmt an, daß sie nach dem Aufspringen der Sporangien zur Auflockerung der Sporenmasse beitragen, was kaum anzunehmen sein dürfte, da bei den mit einem Annulus versehenen Polypodiaceensporangien die Sporen nicht wie bei Equisetum langsam herausgepreßt, sondern auf einmal herausgeworfen werden. Besser begründet scheint mir KARSTEN's weitere Vermutung, „daß sie durch ihre

[1]) Botan. Zeitung 1881, p. 782.

[2]) KARSTEN, Die Elateren von Polypodium imbricatum, Flora 79. Bd. (Ergänzungsband z. Jahrg. 1894), p. 86.

nicht unbeträchtliche Länge bei feuchtem Wetter die Festheftung der relativ großen Sporen auf den Baumstämmen befördern können“, wie dies Beccari für die Haarkronen der Asclepiadeensamen angegeben hat; jedenfalls haben diese Gebilde auf den Namen „Elateren“ im Grunde ebensowenig Anspruch, wie die der Equiseten. Ob sie bei Farnen weiter verbreitet sind, muß fernere Untersuchung lehren.

Kehren wir zurück zu der Rolle, welche die Sporangienwand bei der Sporenausbreitung spielt, so ist hier noch hervorzuheben, daß sie dazu durch einen besonderen Bau ihrer Zellen, speciell durch eigenartige Verdickungen der Zellmembran befähigt wird. Im einzelnen besteht eine große Mannigfaltigkeit, hier sei ein — meines Wissens bisher nicht besonders beachtetes — Verhalten hervorgehoben. Wo bei Pteridophyten und Gymnospermen besonders verdickte („aktive“) Wandzellen dem Öffnungs- (resp. Zerstreuungs-)Mechanismus dienen, gehören sie stets der äußersten Zellschicht der Sporangienwand an, die in vielen Fällen die einzige bei dem reifen Sporangium noch vorhandene ist. Bei den Angiospermen ist dies nie der Fall, auch wo scheinbar die aktiven Zellen (wie sie genannt sein mögen) der äußersten Schicht angehören, ist dies eben nur scheinbar der Fall. Das ist eine Verschiedenheit, welcher wir eine große funktionelle Bedeutung nicht wohl zuschreiben können, die aber vom vergleichend-morphologischen Standpunkte aus von großem Interesse ist. Denn mit Recht hat man seit lange den Bau der Sporangienwand als ein wichtiges systematisches Merkmal betrachtet. Wir kommen auf die genetischen Beziehungen der Sporangien unten noch zurück und suchen zunächst durch Einzeldarstellung die andere Frage zu beantworten, in welcher Beziehung Gestalt und Funktion der Sporangien bei den einzelnen Gruppen zu einander stehen.

In den drei Gruppen der Pteridophyten, welche jetzt noch lebende Vertreter haben[1]), hat sich, von isosporen Formen ausgehend, die Arbeitsteilung in Mikrosporangien und Makrosporangien vollzogen, eines der merkwürdigsten Beispiele von „Parallelbildungen“ im Pflanzenreich, das auf „Anpassung“ zurückzuführen, bis jetzt nicht gelungen ist. Wir haben bei Besprechung der Sporenkeimung früher gesehen (p. 402), daß bei den heterosporen Formen die Sporen schon von der Mutterpflanze aus zu einer bestimmten, begrenzten und von äußeren Einwirkungen verhältnismäßig wenig abhängigen Entwicklung „induziert“ sind, bei Equisetum ist insofern biologisch eine Annäherung an dieses Verhalten wahrnehmbar, als die Induktion zum Teile schon durch die Art der Sporenaussaat erfolgt, die Sporen sind zwar alle potentiell gleich, aber durch die Aussaat von mehreren zusammen ergiebt sich schon von selbst, daß die Ernährungsbedingungen nicht für alle gleich sind, die schlechter ernährten ergeben männliche Prothallien. Bei der Besprechung der Sporangienentwicklung wird sich zeigen, daß die Trennung von Mikro- und Makrosporangien auf verschiedenen Stufen der Entwicklung bei den Filicinen und Lycopodinen eintritt, die extremste Stellung nehmen auch hier die Samenpflanzen ein. Wir besprechen die fertigen Sporangien kurz in derselben Reihenfolge, wie die Ausbildung der Geschlechtsgeneration, auch aus dem Grunde, weil bei den Lycopodinen und Equisetinen (mit Ausnahme von Selaginella) sich weniger scharf speciali-

[1]) Die heterosporen Equisetinen sind aber ausgestorben.

sierte Einrichtungen finden, als bei den Farnen, speciell den Leptosporangiaten.

§ 2. Die fertigen Sporangien der Pteridophyten.

Indem wir Isoëtes aus dem oben erwähnten Grunde übergehen, wenden wir uns zunächst zu den

a) Lycopodinen. Es sind hier zweierlei Formen von Sporangien vorhanden: Lycopodium (und das von ihm generisch eigentlich nicht zu trennende Phylloglossum) sowie Selaginella besitzen einzeln auf den Sporophyllen sitzende Sporangien, bei den Psilotaceen (vgl. Fig. 459 u. 460) finden sich auf den Sporophyllen zwei (Tmesipteris) oder drei bis vier Sporangien. Die Frage mag hier unerörtert bleiben, ob man diese „Sporangien" als aus „verwachsenen" Einzelsporangien oder aus der Teilung eines einzelnen Sporangiums [1]) durch aus sterilem Gewebe bestehenden Platten zustande gekommen betrachten kann. Jedenfalls sind sie insofern selbständig, als jedes sich durch einen besonderen Längsriß öffnet; es wurde auch für Tmesipteris angeführt, daß die Bildung eines der beiden Sporangien ganz unterbleiben kann. Auch die Einzelsporangien von Lycopodium und Selaginella öffnen sich mit einem Längsriß, der aber nicht bis zum Stiele reicht. Die Öffnungsstelle ist stets vorgebildet. Die Öffnung selbst wird bewirkt durch den Bau der Zellen der äußersten Zellschicht der Sporangienwand. Sie sind auf den Seitenwänden (gleichmäßig bei Psilotaceen und Selaginella, ungleichmäßig bei Lycopodium und Phylloglossum) verdickt und zeigen hier die „Lignin"-reaktion mit Phloroglucinsalzsäure [2]), während die Außenwand, auch wenn sie verdickt ist, von der Cuticula abgesehen, Cellulosereaktion zeigt. Dies dürften die gemeinsamen Charaktere im Bau der Sporangienwand bei den Lycopodinen sein. Im einzelnen sei noch folgendes bemerkt [3]). Die Psilotaceen haben außer der äußeren Schicht der Sporangienwand noch mehrere innere, welche während der Entwicklung Material für die Ausbildung der verhältnismäßig zahlreichen und großen Sporen führen, und selbstverständlich auch zum ausgiebigen Schutz der heranreifenden Sporangien dienen. Nach Leclerc du Sablon [4]) würde Tmesipteris eine Ausnahmestellung einnehmen, indem hier auch die Außenwand der äußeren Zellen verholzt, und damit die gewöhnliche Ursache der Desiscenz verschwunden sei, dagegen seien die subepidermalen Zellen verholzt. Ich finde folgendes: „Verholzt" ist die Mittellamelle der Seitenwände, außerdem tritt die Reaktion da stärker ein, wo die Zellen zusammenstoßen. Die inneren Wandschichten zeigen sie in ausgedehnterem Maße nur unter der Öffnungsstelle (analog dem unten für Lycopodium clavatum zu schildernden Verhalten). In der Außenwand färbt sich öfters eine subcuticulare Schicht rötlich, aber eine vollständige „Verholzung" der Außenwand fand ich nie, kann also auch nicht finden, daß bei Tmesipteris ein wesentlich anderer Bau vorliegt als bei bei den anderen Lycopodinen.

---

[1]) Bei Lycop. clavatum beobachtete ich gelegentliche Teilung der Sporangien, die sich entweder nur bis zum Stiel oder auch auf diesen erstreckte.

[2]) Bei Psilotum liegt auf der „verholzten" Schicht noch eine mit Cellulosereaktion.

[3]) Im folgenden handelt es sich weder um den Mechanismus der Sporangienöffnung, sondern nur um die Frage, wie weit den verschiedenen Sporangienformen einer Gruppe ein gemeinsamer „Typus" zu Grunde liegt.

[4]) Ann. des scienc. nat. 7. Sér., Bot., T. 2, p. 6.

Lycopodium. Hier, wie bei Selaginella besteht die Sporangienwand (von den Tapetenzellen sehen wir ab) bei der Reife meist nur aus zwei Zellschichten[1]). Eine Außenschicht der Wandzellen zeigt z. B. bei Lycopodium clavatum, daß die Mehrzahl derselben einen gewellten Umriß besitzen und an den Biegungsstellen der Zellwand mit Verdickungsleisten besetzt sind (Fig. 496 *I*); sie erinnern sehr an die Beschaffenheit derselben Zellschicht in der Mikrosporangienwand mancher Coniferen, z. B. einiger Cupressineen. Im unteren Teil des Sporangiums sind die Zellen langgestreckt, die Verdickungsleisten treten zu „Halbringen" vielfach zusammen und leiten so über zu dem Verhalten der Wandzellen, z. B. bei Lyc. inundatum, wo die Halbringverdickung besonders deutlich entwickelt ist. Die Zellen, welche die Trennungslinie begrenzen dagegen, nähern sich mehr der Rechteckgestalt. Wenn ein neuerer Autor behauptet, man finde bei den „Lycopodiales positively no contrivance for dehiscence, and no vestige of an annulus or stomium"[2]), so ist dies ein Irrtum. Ein Stomium ist vielmehr deutlich nachweisbar, nicht nur dadurch, daß die in der Öffnungslinie liegenden Zellen anders gestaltet (und meist niedriger) sind als die anderen, sondern auch durch ihr sonstiges Verhalten. Dies sei von L. clavatum kurz geschildert. Giebt man zu einem Flächenschnitt, wie den in Fig. 496 *I* abgebildeten[3]), Phloroglucinsalzsäure, so hebt sich die Öffnungsstelle als ein schon mit bloßem Auge leicht sichtbares rotes Band ab. In den gewöhnlichen Wandzellen sind hier (anders z. B. bei L. Selago) nämlich nur die Seitenwände, speciell die verdickten Stellen „verholzt", am Stomium (d. h. den annähernd rechteckigen Zellen, vielfach auch den ihnen seitlich angrenzenden) auch die Innenwände (auf welche hier auch die Verdickungen übergreifen). Zweifellos ist das für den Öffnungsmechanismus von Bedeutung. Ein „Ring" ist allerdings nicht besonders ausgebildet, fast alle Zellen der Sporangienwand bedingen durch ihren Bau, daß diese beim Austrocknen die zur Öffnung führenden Bewegungen macht.

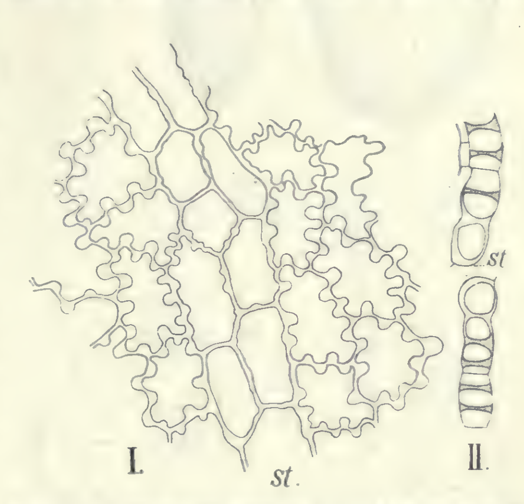


Fig. 496. Lycopodium clavatum. *I* Stück einer Flächenansicht der Sporangienwand, *St* Stomium. *II* Stück eines Längsschnittes, die Stomiumzellen *st* sind beim Schneiden voneinander getrennt worden; die Verdickungsleisten der Wandzellen sind punktiert.

Ein Ausschleudern der Sporen ist bei den isosporen Lycopodinen bis jetzt nicht beobachtet, auch ich konnte bei L. annotinum nur wahrnehmen, daß in dem durch die Austrocknung der Sporangienwand weit

[1]) Bei manchen, z. B. L. inundatum, ist im unteren Teil des Sporangiums die Zahl eine größere.

[2]) Smith l. c. — Der Irrtum rührt wohl hauptsächlich daher, daß nur Längsschnitte untersucht wurden.

[3]) Er stammt von einem Sporangium, das noch nicht ganz reif war, aber die Sporen schon entwickelt hatte.

geöffneten Sporangium die Sporen als lockere Masse liegen, die etwas hervortritt und dann namentlich durch den Wind verbreitet wird; erleichtert wird dies durch die Zurückrollung des Randes und der Spitze der Sporophylle.

Merkwürdige Erscheinungen finden sich bei Selaginella[1]), namentlich läßt sich hier nachweisen, daß eine Verschiedenheit im Bau der Mikro- und Makrosporangien eingetreten ist, die für die Fortpflanzungsphysiologie von Bedeutung ist. Indem ich betreffs der Einzelheiten auf die unten angeführte Abhandlung verweise, sei nur folgendes bemerkt. Sowohl die Makrosporen als die Mikrosporen werden, wie schon früher bemerkt, bei der Öffnung der Sporangien fortgeschleudert, erstere viel weiter als letztere. Beiderlei Sporangien öffnen sich, wie Fig. 497 zeigt, welche ein Makro- und ein Mikrosporangium bei derselben schwachen Vergrößerung in der Ansicht von der Schmalseite wiedergiebt, in zwei Klappen, die nicht bis zum Grunde reichen und noch zwei seitliche Rißstellen zeigen (*r* Fig. 497 *I*). In dem schüsselförmigen unteren Teile des Makrosporangiums tritt nun besonders deutlich hervor ein vom Stiele beiderseits ausgehender Streifen von Zellen, der sich von den übrigen unterscheidet. Es ist dies das „Gelenk", gebildet aus niederen, dünnwandigen Zellen (Fig. 497), die sich von den übrigen Wandzellen bedeutend unterscheiden.

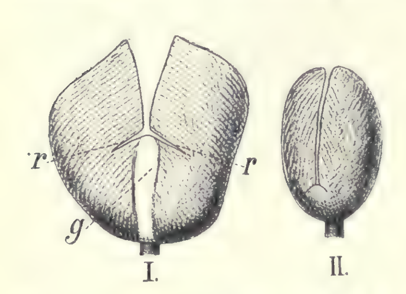


Fig. 497. Selaginella erythropus. *I* Makrosporangien. *II* Mikrosporangium in Seitenansicht, *g* Gelenkstelle, *r* seitliche Rißstelle.

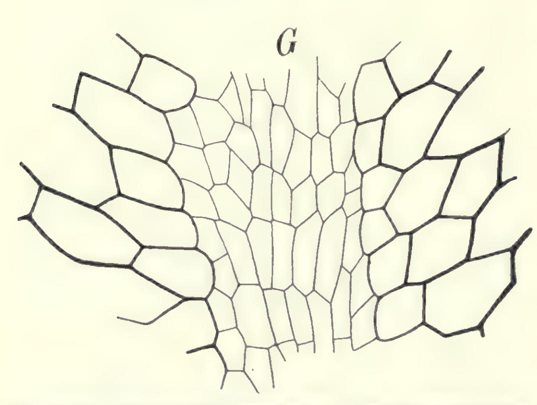


Fig. 498 *I*. Selaginella erythropus. Außenansicht eines Stückes der Sporangienwand, *G* Gelenkstelle, die stärker verdickten Zellen der Sporangienwand sind die „Atresien". (Vergr.)

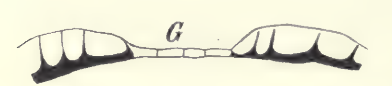


Fig. 498 *II*. Selaginella chrysocaulos. Querschnitt durch die Gelenkstelle. Die innere Wandschicht nicht mit gezeichnet.

Bei der Öffnung des Makrosporangiums biegen sich die beiden Klappen mit solcher Kraft auseinander, daß das Sporophyll herabgebogen wird, dann werden die vier Sporen plötzlich fortgeschleudert. Eine Oberansicht des Sporangiums zeigt, daß dabei das ganze Sporangium eine Gestaltveränderung erfährt. Dabei spielt der untere Teil

[1]) Goebel, Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei Selaginella, Flora, 88. Bd. (1901), p. 207 ff. Auf die verhältnismäßig weitgehende Anpassung im Bau der Selaginellasporen, sowie für die Sporenverbreitung sei um so mehr hingewiesen, als eine solche ausdrücklich in Abrede gestellt wurde. (Vgl. z. B. Smith in Botanical Gazette, Vol. 29, p. 331, 1900.)

des Sporangiums eine wichtige Rolle. Er wird beim Austrocknen schmäler und länger, die konvexen Außenwände suchen sich gerade zu strecken und einander zu nähern (Fig. 499 rechts), und diese Bewegung wird ermöglicht durch die dünne Gelenkstelle, die dabei nach außen gestülpt wird. Da dieser Vorgang plötzlich erfolgt, so werden dabei die Makrosporen fortgeschleudert. Im Mikrosporangium ist die Gelenkbildung nur andeutungsweise vorhanden, die Vergleichung beider Sporangienformen zeigt besonders deutlich, wie Bau und Funktion in Beziehung stehen und wie dieser Bau dem von Lycopodium gegenüber bei den Makrosporangien von Selaginella weiter sich ausgebildet hat, denn in den Grundzügen des Baues stimmen die Sporangien von Lycopodium und die Mikrosporangien von Selaginella überein, die Makrosporangien zeigen eine weitergehende Specialisierung, die als „zweckmäßig“ ohne weiteres sich darstellt.

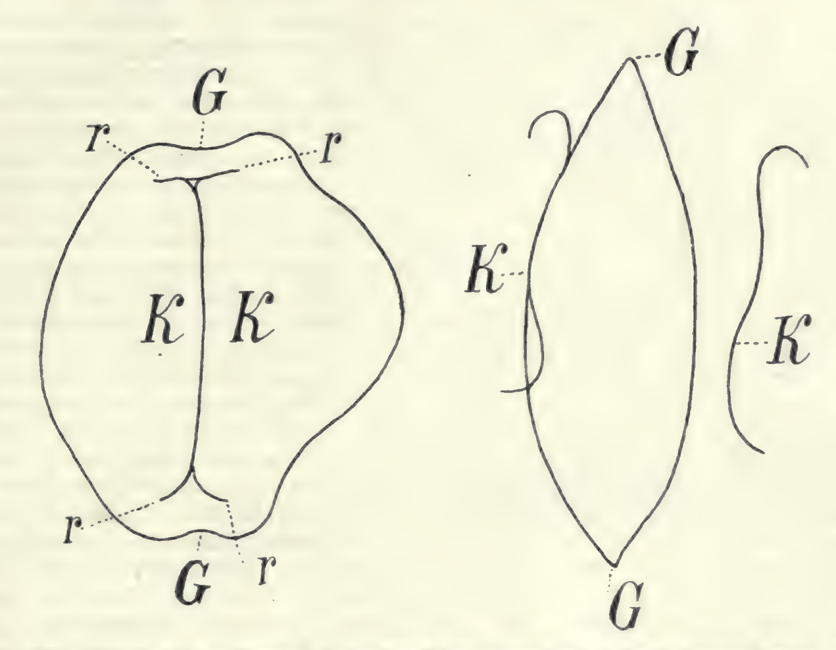


Fig. 499. Selaginella erythropus. Entleertes Makrosporangium, links befruchtet, rechts nach dem Austrocknen, *KK* die zwei Klappen, *G* Gelenk.

Mit Rücksicht auf die bei den Farnsporangien stattfindenden mannigfaltigen und nicht immer zweifellos deutbaren Verhältnisse sei schließlich hier die Frage erörtert, ob sich zwischen der Art und Weise, wie sich das Sporangium bei den Lycopodinen öffnet und der Gestalt der Sporangien eine Beziehung feststellen läßt. Dies ist in der That der Fall. Die Lycopodiaceensporangien sind entweder dorsiventral oder bilateral gebaut, die Öffnung erfolgt so, daß die Sporenmasse am leichtesten und vollständigsten entleert werden kann. Wir können ein Lycopodiumsporangium seiner Gestalt nach (wenn wir uns den Stiel wegdenken) mit einem Geldtäschchen vergleichen; wie bei einem solchen erfolgt die Öffnung längs der Breitseite, nicht rechtwinklig dazu; bei den Psilotaceen gilt, mutatis mutandis, dasselbe. Zugleich ist klar, daß dann, wenn

die Sporangien annähernd aufrecht stehen, die Öffnung am besten auf der Scheitellinie des Sporangiums erfolgen wird, weil dies für die Sporenverbreitung die beste Gewähr bieten wird. Wo wir von diesem Verhalten Ausnahmen finden, fordern diese ohne weiteres zu einer „Erklärung“ auf. An sich sind zwei Fälle denkbar. Entweder die Abweichung erfolgt aus inneren Gründen, d. h. ohne für uns wahrnehmbare Beziehungen zu den übrigen Gestaltungs- und Lebensverhältnissen, oder es sind solche vorhanden. Solche Ausnahmen finden sich z. B. bei Lyc. inundatum und L. cernuum [1]). Untersucht wurde erstere Art. Es läßt sich, wie mir scheint, nachweisen, daß die abweichende Lage der Aufrißstelle in Beziehung steht zur Lage und Gestalt des Sporangiums — ein Resultat, das mir wegen der bei den Farnsporangien zu erörternden Verhältnisse von besonderem Interesse war. Die Sporangien sind bei L. inundatum ausgesprochen dorsiventral gebaut. Ihre (der Blütenachse zugekehrte) Oberseite ist größer als die (dem Sporophyll anliegende) Unterseite. Die Oberseite ist zudem nicht flach, sondern hat in der Mitte eine Hervorragung und ist von da nach beiden Seiten abgeflacht. Dies, wie offenbar auch die Lage, rührt her von dem Druck, welchem das Sporangium von seiten der beiden unmittelbar über ihm stehenden Sporophylle ausgesetzt ist. Dadurch kommt das Sporangium auch in eine der Horizontale genäherte Stellung, und die Oberseite ist dicht bedeckt von zwei indusienartigen Taschen, denn jedes Sporophyll hat auf seiner Unterseite eine Verlängerung, die rechts und links eine grubenförmige Vertiefung zeigt, in welche eine Sporangiumhälfte hineinpaßt und der entsprechend die Oberfläche des Sporangiums modelliert worden ist. Die Aufrißstelle liegt nun nicht auf der Scheitelkante [2]) des Sporangiums, sondern auf seiner Unterseite, und dies entspricht auch gerade der Gestalt und Lage des Sporangiums, denn auch die letztere weicht von der annähernd aufrechten der anderen Lycopodiumsporangien ab, sie ist eine schräg liegende; wenn das Sporophyll nach außen sich zurückkrümmt, wird die Unterseite freigelegt, und hier öffnet sich das Sporangium, etwa in der Mitte der freien Seite, so daß aus der Längsöffnung der übrigen Lycopodinen hier eine Queröffnung geworden ist.

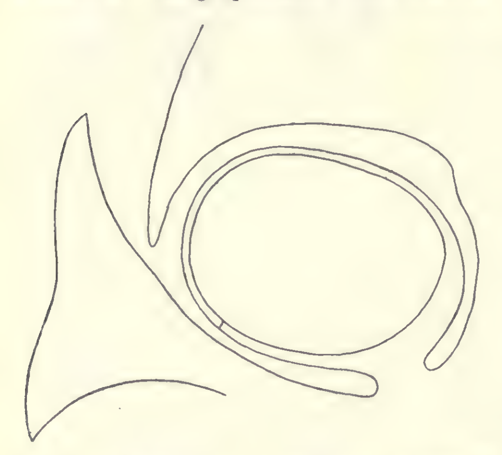


Fig. 500. Lycopodium inundatum. Längsschnitt durch ein Sporangium. Die Öffnungsstelle (durch einen Strich in der Sporangienwand angedeutet) liegt nicht auf dem Scheitel, sondern auf der Unterseite (vergr.)

[1]) Schon bemerkt bei KAULFUSS, Wesen der Farnkräuter (1827), p. 19. Ich finde das Sporangium aber weder kugelig, wie KAULFUSS, noch queroval, wie LÜRSSEN (Farnpflanzen, p. 800), sondern so, wie im Text angegeben.

[2]) d. h. der dem Stiel gegenüberliegenden. Wir sehen dabei ganz ab von der Frage, ob die Scheitelkante nicht auch hier ursprünglich mit der Aufrißstelle eigentlich zusammenfällt und letztere auf die Unterseite verschoben wird, weil diese für das hier zu erörternde Verhalten nicht von Bedeutung ist.

Die Oberseite des Sporangiums ist zu dieser Zeit noch von den Taschen der beiden über ihm stehenden Sporophylle bedeckt, denn die Sporangienentleerung geht allmählich, von unten nach oben fortschreitend, vor sich. Wir sehen also, womit es zusammenhängt, daß das Sporangium sich nicht durch einen Längsriß, sondern durch einen Querriß öffnet. In Wirklichkeit ist der letztere nichts als ein nach unten verschobener Längsriß. Diese „Verschiebung" wäre als eine wirkliche, nicht nur als eine bildliche anzusehen, wenn wir das Verhalten der großen Mehrzahl der Lycopodinen (einschließlich Selaginella) als das ursprüngliche betrachten[1]. Auf dieselben Fragen wird, wie erwähnt, bei den Farnen einzugehen sein, während aber bei den Lycopodinen (soweit bekannt) nur bei zwei Arten die Art der Sporangienöffnung eine abweichende ist, ist bei den Farnen eine viel größere Mannigfaltigkeit in dieser Beziehung vorhanden.

b) Equisetinen Die Art der Sporenaussaat ist oben (p. 750) erwähnt worden, hier erübrigt nur eine kurze Schilderung des Sporangienbaues. Gewöhnlich wird die Sporangienwand als bei der Reife einschichtig angegeben; dies ist indes nicht richtig, ich finde sie — wenigstens bei Equis. Telmateja (und weniger auffallend auch bei Equis. arvense), die ich daraufhin untersuchte — an den Ecken mehrschichtig, auf größere Strecken hin sind allerdings die Zellschichten mit Ausnahme der äußersten verschwunden. Diese letztere zeigt sehr charakteristische Verdickungen in Gestalt „verholzter" Spiralen (die gelegentlich auch doppelt sind) oder Ringe. Eine besonders vorgebildete Öffnungsstelle ist auf dem Querschnitt nicht zu erkennen. Indes ist es durch die Anordnung[2] der Zellen bedingt, daß die Sporangien sich stets auf der Innenseite durch einen Längsriß öffnen (später klaffen sie meist weit auf). Hier sind nämlich die Zellen annähernd rechtwinklig auf die Öffnungslinie mit ihrer Längsachse gestellt, auch kürzer als die anderen. Da beim Austrocknen die Zellen in der Längsrichtung sich verkürzen[3], so muß hier ein Riß entstehen. Das Auftreten der Spalte auf der Innenseite ermöglicht, wie ich hervorheben möchte, die freie Bewegung der Wand nach außen (auf analoge Verhältnisse wird bei den Farnen hinzuweisen sein), außerdem führt die Sporangienwand (besonders deutlich z. B. bei E. palustre) auch eine nach oben konkave Krümmung aus, so daß die weit klaffende Öffnung noch mehr nach unten gekehrt ist.

c) Eusporangiate Farne.

Ophioglosseen. Obwohl die Sporangien von Ophioglossum und Botrychium äußerlich ziemlich verschieden aussehen (die von Ophio-

---

[1]) Ob dafür Gründe vorliegen, bleibe hier unerörtert. Die Geschlechtsgeneration von Lyc. inundatum und L. cernuum ist eher als eine primitive, denn als eine abgeleitete zu bezeichnen, vgl. p. 404.

[1]) Vgl. Leclerc du Sablon, Dissémination des spores etc. Ann. des scienc. nat., 7. Sér., Bot., T. 2. (Die Beschreibung der Selaginellasporangien in dieser Abhandlung ist unrichtig.)

[2]) Auf den eigentlichen Mechanismus des Aufspringens kann hier wie bei den anderen Sporangien nicht eingegangen werden, zumal die Ansichten darüber kaum als definitiv geklärt betrachtet werden können. Daß die Anordnung der Verdickungen bei Equisetum, seien es nun Spiralen oder Ringe, namentlich eine Verkürzung in der Längslinie gestattet, und daß damit auch die langgestreckte Gestalt der Wandzellen zusammenhängt, ist klar. Gemeinsam scheint den „aktiven" Zellen aller Pteridophytensporangien zu sein, daß die Verdickungen so angeordnet sind, daß beim Austrocknen eine stärkere Deformation in tangentialer als in radialer Richtung eintritt.

glossum in das Sporophyllgewebe versenkt, die von Botrychium frei über dasselbe hervorragend), sind sie doch nach Bau und Entwicklung wesentlich übereinstimmend. Auch bei Botrychium verläuft die äußerste Zellschicht der Sporangienwand direkt in die Epidermis des Sporophylls, die Sporangien ragen bei ihrer Entstehung nur wenig über die Oberfläche des Sporophylls hervor; die unterhalb des sporogenen Gewebes gelegenen Zellen (die eigentlich dem Sporophyll angehören) schieben das Sporangium (dessen Wandschicht auch einen bedeutenden Zuwachs erfährt) über das Sporophyll hervor[1]) (Fig. 501), zu jedem Sporangium verläuft ein Leitbündelast, und wir können sagen, daß die Sporangien von Botrychium je einer Auszweigung des Sporophylls eingesenkt sind. Die Übereinstimmung mit Ophioglossum ergiebt sich auch aus der Art des Öffnens durch einen Längsspalt in der Sporangienwand, der an einer ganz bestimmt dazu angelegten Stelle erfolgt: es finden sich hier bei Ophioglossum sowohl wie bei Botrychium zwei Reihen kleiner Zellen, zwischen denen die Trennung erfolgt[2]). Eine Ausschleuderung der Sporen ist bei Ophioglossum schon durch die Lage der Sporangien wohl ausgeschlossen; ob sie bei Botrychium und Helminthostachys stattfindet, ist nicht bekannt, indes erscheint es mir wenig wahrscheinlich, daß ein solcher Vorgang hier eintreten sollte. Bei Helminthostachys öffnen sich die Sporangien nach außen, und zwar nähert sich ihre Gestalt der dorsiventralen insofern, als die Spalte auf der der Spitze des Sporangiophors abgekehrten Seite tiefer nach unten geht, als auf der oberen; das Sporangium nähert sich — wenngleich in unbedeutendem Maße —

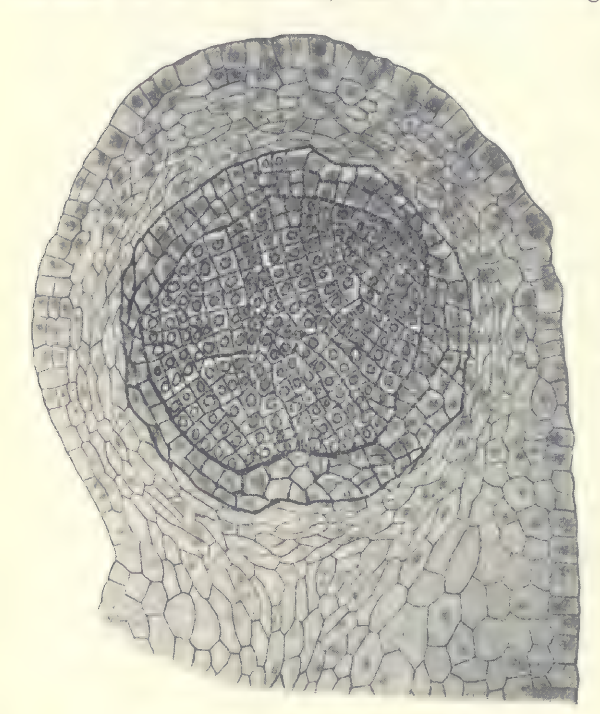


Fig. 501. Botrychium Lunaria. Längsschnitt durch ein Sporangium von Botrychium Lunaria (nach einer Mikrophotographie), der sporogene Zellkomplex umgeben von Tapetenzellen, die Wand mehrschichtig.

[1]) Dem entspricht auch die Thatsache, daß sich an der Sporangienbasis Spaltöffnungen befinden, selbst in dem Teile der „Wand“, welcher über dem sporenführenden Innenraume liegt. Es ist für die Auffassung des „Funiculus“ der Samenanlagen nicht gleichgiltig, ob der untere Teil des Sporangiums bei Botrychium zum Sporangium oder zum Sporophyll gehört.

[2]) Die Spalte liegt quer zur Längsachse des Sporophylls, bei Helminthostachys in der Längsachse des Sporangiophors, die ihrerseits annähernd rechtwinklig zur Sporophylllängsachse stehen.

der hängenden Lage der Equisetumsporangien. Daß diese nicht weiter ausgeprägt ist, hängt mit der lockeren Stellung der Sporangiophores gegenüber der dichtgedrängten der Equisetumsporophylle zusammen.

Marattiaceen. In dieser Gruppe ragen die Sporangien stets über die Sporophylloberfläche hervor, sie sind bei Angiopteris und Archangiopteris als freie Einzelsporangien, die in einen Sorus vereinigt sind, ausgebildet; bei den anderen Formen finden wir „Synangien", d. h. Gebilde mit einzelnen, sporenbildenden Fächern, die man entweder als aus „Verwachsung" einzelner Sporangien gebildet betrachtet, wenn man Formen wie Angiopteris für primitive hält, oder umgekehrt gewissermaßen als ein Sporangium, das durch Sterilwerden einzelner Teile in mehrere sporogene Zellkomplexe gefächert ist. Wir kommen bei Besprechung der Sporangienentwicklung auf diese Frage zurück und besprechen hier nur kurz die Beziehungen der Synangien- resp. Sporangiengestaltung zur Funktion der Sporenausstreuung. Die Synangien von Danaea und Kaulfussia sind nach dem Prinzip der Porenkapsel gebaut, d. h. die einzelnen Fächer öffnen sich mit einem Porus, die Sporen werden offenbar allmählich herausgeschüttelt, und nach der ganzen Ausbildung[1]) der Synangien ist auch eine andere Einrichtung kaum möglich. Anders bei Marattia. Hier sehen wir die Fächer des Synangiums nicht annähernd kreisförmig angeordnet (wie bei Kaulfussia) oder allseitig zusammenhängen, wie bei Danaea, sondern in zwei durch eine Spalte voneinander getrennte Reihen (Fig. 502). Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, daß das ganze Synangium bei der Reife in zwei Hälften auseinanderklappt[2]), während jedes einzelne Fach sich nach innen zu öffnet (die Öffnungsstelle ist auch hier vorgebildet). Bei Angiopteris endlich finden wir einzelne Sporangien noch in ähnlicher Anordnung wie die frühere des Synangiums, d. h. also in zwei Reihen (Fig. 503), nicht selten steht aber auch am Ende des Sorus vor den zwei Reihen ein Sporangium, wodurch ein Übergang zu der Anordnung bei Kaulfussia etc. gemacht wird. Jedes Sporangium öffnet sich für sich, und die Sporen werden hier — nach Beobachtungen an Angiopteris evecta — sogar schon ausgeschleudert, wenngleich nicht sehr energisch. Die entleerten Sporangien sind weit aufgeklafft. Der Mechanismus des Aufklappens scheint mir noch weiterer Aufklärung bedürftig[3]); ohne Zweifel spielt der Ant-

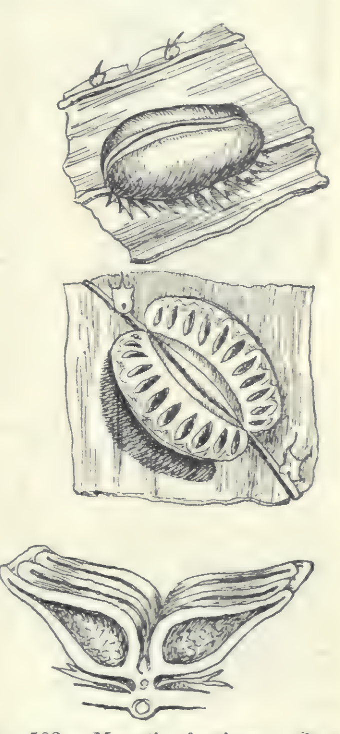


Fig. 502. Marattia fraxinea, „Synangium", oben geschlossen, schief von oben gesehen, in der Mitte geöffnet von oben, unten im Querschnitt. Vergr. Nach HOOKER (aus CHRIST, Farnkr.).

[1]) Man vergl. betreffs derselben die systematischen Werke und BOWER a. a. O.
[2]) Die Fächer reichen aber tiefer hinab als die Spalte.
[3]) Vgl. BOWER a. a. O.

agonismus zwischen den Zellen, deren Innen- und Seitenwände verdickt (und „verholzt“) sind, und den unverdickt gebliebenen dabei eine Rolle. Erstere finden sich namentlich am Scheitel und an den beiden Flanken des hier (wie bei allen Marattiaceen) ausgesprochen dorsiventral gebauten Sporangiums. Ob aber nur das Schwinden der unverdickten Zellen die Öffnung bewirkt, bleibe dahingestellt. Jedenfalls entspricht ein Sporangium von Angiopteris einem „Fach“ des Synangiums von Marattia, Kaulfussia u. a. Ob man aber Angiopteris an das Ende oder an den Anfang der Reihe setzen will, bleibt derzeit dem subjektiven Ermessen überlassen; doch zeigt Angiopteris den am meisten specialisierten Bau der Sporangienwand und nähert sich dadurch dem Verhalten der leptosporangiaten Farne, namentlich dem der Osmundaceen, die auch sonst den eusporangiaten Farnen am nächsten stehen.

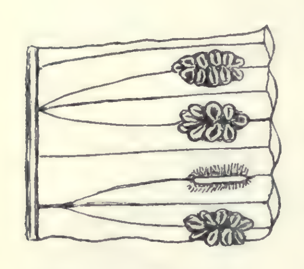




Fig. 503. Angiopteris evecta. Oben Stück einer Blattfieder mit Soris (einer entfernt) nach KUNZE; unten Sporangien (vergr.) nach HOOKER (aus CHRIST, Farnkräuter).

Wenn wir die Beziehungen der Öffnungsrichtung der Sporangien zu ihrer Lage in das Auge fassen, so sehen wir, daß die Öffnungsstelle bei allen Marattiaceen auf der dem Sporophyll abgewandten Seite der Sporangien liegt. Diese stehen ja auf der Unterseite der Sporophylle, und mit diesem „Bestreben“ der Sporangien, die Öffnungsstelle von dem Sporophyll wegzulegen, steht offenbar auch die ausgeprägt dorsiventrale Gestalt der Sporangien in Beziehung, die stark abweicht von der der Botrychiumsporangien.

d) Leptosporangiate Farne[1]) (mit Ausschluß der Salviniaceen und Marsiliaceen). Die Sporangienstruktur dieser Gruppe ist dadurch charakterisiert, daß die verdickten Zellen, welche die Öffnung und Zerstreuung der Sporen bewirken, auf einen Teil der Sporangienwand lokalisiert sind. Sie werden als „Annulus“ bezeichnet, auch wo sie nicht in Gestalt eines Ringes angeordnet sind, und führen beim Austrocknen Bewegungen aus, welche ein energisches Fortschleudern der Sporen zur Folge haben. Die Anordnung der Annuluszellen bedingt nicht nur die Art und Weise des Aufspringens der Sporangien, sondern sie ist bekanntlich auch in systematischer Beziehung von Bedeutung. Es kann deshalb betreffs der Einzelheiten auf die systematischen Lehrbücher und die eingehenden neueren Darlegungen BOWER's verwiesen werden. Hier sei nur an einigen Beispielen die Frage erörtert, ob die Ausbildung und Lage des Annulus lediglich eine aus „inneren“ Gründen erfolgende ist, oder ob sich Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion nachweisen lassen. Letzteres ist der Fall. Es läßt sich — wenigstens für die untersuchten Fälle — zeigen, daß die Anordnung des Annulus „zweckmäßig“ ist, d. h. in Beziehung steht zur Gestalt und Lage des Sporangiums. Der Annulus ist so angeordnet, daß er freien Spielraum hat, der Riß, in welchen sich daß Sporangium öffnet, so daß er stets nach der Seite hin sieht, wo die Sporenverbreitung un-

[1]) Vgl. auch BOWER, Studies in the morphology of spore-producing members. IV. The leptosporangiate ferns.

gehindert vor sich gehen kann, also, allgemein gesagt, nach außen, wobei „außen“ je nach der Lage der Sporangien verschieden orientiert sein kann. Es sind hauptsächlich drei Arten für die Öffnung zu unterscheiden:

1) durch einen quer zur Längsachse des Sporangiums verlaufenden Riß, Annulus vertikal — hierher die große Mehrzahl der leptosporangiaten Farne (Polypodiaceen);

2) Öffnungsriß schief zur Längsachse, Ring schief — Hymenophylleen, Cyatheaceen und Verwandte;

3) Längsriß, Annulus quer oder schief-einseitig — Gleicheniaceen, Schizaeaceen, Osmundaceen, Loxsoma.

Ad 1) Hier ist vor allem zu beachten, daß die Sporangien, selbst wenn sie in dichten Gruppen stehen, unabhängig voneinander sind. Sie sind meist langgestielt[1]) (Fig. 504 *I*) und reifen nicht zu gleicher Zeit (vgl. das auffallende Beispiel von Polyp. obliquatum in Fig. 457). Der vertikal verlaufende Ring hat also freien Spielraum. Er streckt sich zunächst gerade, biegt sich dann nach außen konkav um (oft so weit, daß die beiden Enden des Ringes sich berühren), schnellt zurück und schleudert die Sporen fort, häufig reißt dabei auch das Sporangium selbst an seiner Basis ab (so bei Platycerium grande u. a.). Daß auch eine bestimmte Aufrißstelle, das „Stomium“, vorhanden ist, ist bekannt; sehr häufig finden wir hier flache Zellen mit verdickten Wänden, die ich als Saumzellen (*S*)[2]) Fig. 504 *II*) bezeichnen möchte. Sie haben die Aufgabe, zu bewirken, daß der Riß an einer bestimmten Stelle und in bestimmter Richtung sich bildet; wenn die Einrißstelle einmal gegeben ist, reißen dann auch die hinter dem Saume gelegenen dünnwandigen Wandzellen durch. Durch Befeuchten und Wiederaustrocknen kann der Schnellvorgang öfters wiederholt werden.

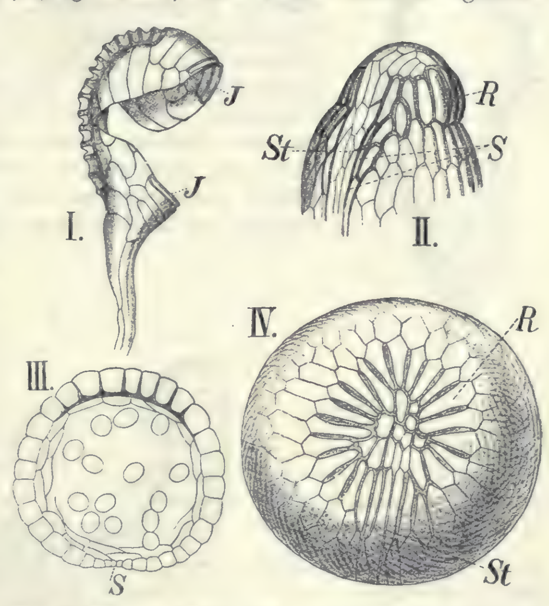


Fig. 504[3]). *I* Platycerium grande, aufgesprungenes Sporangium, *J* Saumzellen. *II* Oberer Teil eines Sporangiums von Aneimia fraxinifolia, *R* Ring, *S* Saumzellen, *St* Stomium. *III* Querschnitt eines noch nicht ganz reifen Sporangiums von Osmunda regalis. *IV* Mohria caffrorum, Sporangium von oben. Sämtlich vergr.

Ad 2) Als Beispiel diene zunächst Trichomanes. Die Sporangien stehen hier radiär verteilt um eine langgestreckte Placenta, an der sie

---

[1]) Nicht der Fall ist dies z. B. bei Ceratopteris.

[2]) In Fig. 504 *I* versehentlich mit *J* bezeichnet.

[3]) Herrn Prof. GIESENHAGEN, welcher die Freundlichkeit hatte, die Figuren 504, 508, 510 nach eigenen Untersuchungen für mich zu zeichnen, sei auch hier bestens gedankt.

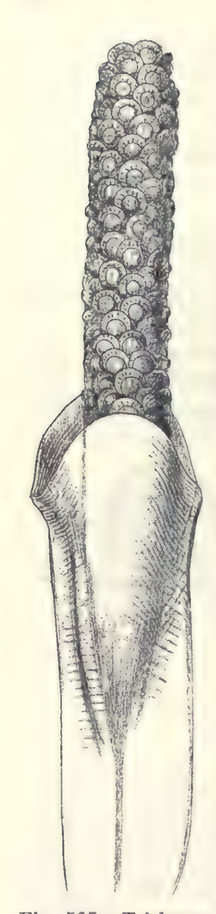


Fig. 505. Trichomanes tenerum. Sorus in Außenansicht. Unten das becherförmige zweilappige Indusium, aus ihm ragt die Placenta hervor, welche in radiärer Verteilung die Sporangien trägt. Der Ring der Sporangien ist sichtbar. Schwach vergr.

in „basipetaler" Reihenfolge entstehen. Die Sporangien besitzen nur einen g a n z k u r z e n Stiel (Fig 506), ihre Längsachse steht s c h i e f zu der Placenta, und sie b e d e c k e n einander dachziegelig. Ein Blick auf Fig. 505 zeigt, daß der Ring so liegt, daß er auch bei dieser Lage f r e i e n S p i e l r a u m hat, d. h. er verläuft schief zur Längsachse des Sporangiums, die Rißstelle befindet sich nahe der Sporangiumbasis. Der Ring löst sich hier ab, nimmt den größeren Teil der Sporangiumwand mitsamt den Sporen mit sich, indem er sich nach der der Abrißstelle gegenüberliegenden Seite biegt (wobei die Sporangienwand auch rechts und links vom Annulus abreißt), dann schnellt er zurück, das ganze Sporangium reißt ab, und die Sporen werden fortgeschleudert. So nach Beobachtungen an Trichomanes tenerum. Es ist nicht richtig, wenn ATKINSON[1]) meint, „that the spores in the Hymenophyllaceae are not very effectively dispersed". Im Gegenteil, es ist eines der anziehendsten Schauspiele bei den Farnen, wenn die an der langen Placenta sitzenden Sporangien (welche Feuchtigkeit auch zunächst noch zwischen sich festhalten), eines nach dem anderen, in kurzen Intervallen losschießen, bis schließ-

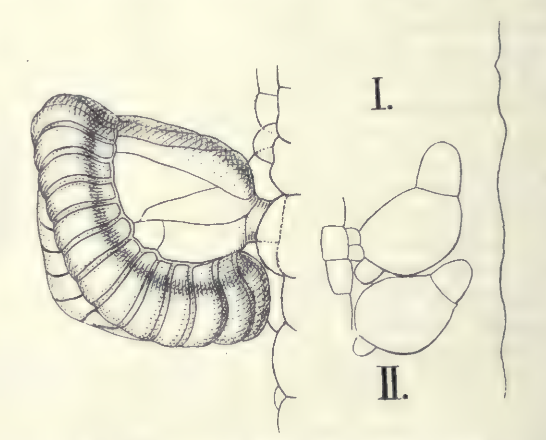


Fig. 506. Trichomanes tenerum. *I* Sporangium von der Seite (vergr.). *II* Stück eines Längsschnitts durch die Placenta mit zwei Sporangien, oben und unten der Annulus sichtbar.

lich die vorher mit Sporangien besetzte Placenta ganz leer ist (nur einzelne Sporangien bleiben gelegentlich daran sitzen). Wenn also auch die Sporen von Hymenophylleen öfters innerhalb der Sporangien keimen, so

---

[1]) The biology of ferns, p. 72. Die Lage des Annulus der Hymenophylleen ist dort gleichfalls unrichtig angegeben. Sie ist nicht horizontal (a. a. O. p. 62), sondern schief. Richtige Darstellungen bei BOWER u. a. — Der Ring greift auf der einen Seite (Fig. 506 *I* rechts unten) über die Anhaftungsstelle des Sporangiums herüber, auf der anderen — der Öffnungsstelle — nicht. Daher die oben beschriebene Bewegung.

ist dies doch keineswegs das normale Verhalten, es tritt ein, wenn bei längeren Regenperioden keine Gelegenheit zum Austrocknen gegeben ist[1], sobald aber eine kurze Trockenzeit eintritt, schießen die zahlreichen reifen Sporangien in um so größerer Menge ihre Sporen los.

Dieselben Beziehungen der Lage des Annulus zu der der Sporangien kann man auch erkennen, wenn man einen Sorus der Cyatheacee Alsophila (untersucht an A. Leichardtiana) von oben betrachtet. Bei der, bis jetzt zu den Polypodiaceen gestellten, Gattung Plagiogyria, welche gleichfalls einen schiefen Ring hat, ist zwar eine solche Deckung der Sporangien, wie bei den Hymenophylleen, Alsophila u. a., nicht vorhanden, aber das Sporangium ist von vornherein einseitig (dorsiventral) entwickelt und kurz gestielt, auch stehen die Sporangien ziemlich dicht.

Ad 3) Hier seien zunächst die Osmundaceen genannt. Bei Osmunda stehen die Sporangien allseitig an den Sporophyllen und zwar ziemlich locker. Die Oberansicht einer Sporangiengruppe (Fig. 507 *I*) zeigt, daß die Aufrißstelle hier überall auf der dem Sporophyll abgekehrten Seite der Sporangien steht[2], also bei den auf der Unterseite stehenden nach unten, bei den am Rande stehenden[3] nach außen u. s. w., der Ring zeigt dagegen keine bestimmte Orientierung. Er wird gebildet von einer Platte von Zellen, welche auf der einen Seite des dorsiventralen Sporangiums liegen. Meiner Ansicht nach liegt aber der Ring unmittelbar unter dem Scheitel des Sporangiums, dieser (*a* in Fig. 507 *II*) ist durch die einseitige Entwicklung des Sporangiums verschoben und liegt also dem Stiele nicht gegenüber, sondern seitlich. Wir werden eine ähnliche „Verschiebung" bei Lygodium kennen lernen. Daß die Öffnungsstelle durch niedrige Zellen vorgebildet ist, zeigt ein rechtwinkelig zum Stiel geführter Schnitt (Fig. 504 *III*). Die Annulusplatte sucht beim Austrocknen nach außen konkav zu werden, was erleichtert wird durch die Gestalt der Zellen und ihre entweder schief gestellten oder in der Mitte etwas verdünnten Querwände, eine Anordnung, welche eine Annäherung der verdickten Längswände aneinander gestattet[4]. Beim Zu-

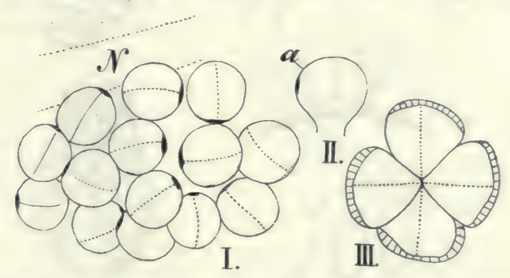


Fig. 507. *I* Oberansicht von Sporangien bei Osmunda regalis, *N* Blattnerv. Der „Ring" ist als schwarzer Fleck angedeutet. *II* Eines der dorsiventralen Sporangien in Seitenansicht. *III* Sorus von Gleichenia circinata, Oberansicht, die Aufsprunglinie durch punktierte Linien angedeutet.

[1]) Daß die Sporangien, vermöge ihrer dichten Stellung an der exponierten Placenta Wasser zwischen sich festhalten, ist für die Sporen, die eine längere Austrocknung nicht ertragen, von Vorteil. Außerdem wird dadurch bedingt, daß die Sporangien von oben her abtrocknen und ihre Sporen allmählich, nicht auf einmal losschleudern; bei den feuchten Standorten, welche die Hymenophylleen bewohnen, ist es wichtig, daß jede Trockenperiode zur ausgiebigen Sporenverbreitung benutzt wird. Damit hängt offenbar die Anordnung der Sporangien zusammen.

[2]) Dies gilt auch für die Mikrosporangien der Cycadeen u. a.

[3]) In der Figur ist keines derselben gezeichnet.

[4]) In den Zeichnungen von Lürssen (Die Farnpflanzen, Fig. 35 und 36) sind die Querwände fast alle wirklich quer gestellt. Ich habe solche Fälle nicht gesehen, nur einzelne Wände standen an den untersuchten Sporangien quer; bemerkenswert und mit den publizierten Zeichnungen in Widerspruch ist auch die Thatsache, daß bei Osmunda in der Nähe des Ringes sich rechts und links vor der Aufspringspalte ein kurzer Querriß bildet (einigermaßen

rückschlagen der Sporangiumklappen werden die Sporen fortgeschleudert.

Daß auch bei den Gleicheniaceen die Lage der Sporangien mit der des Annulus zusammenhängt, zeigt Fig. 508 *III*, aus der auch erhellt, daß die Aufsprunglinie ebenso wie bei den Osmundaceen auf der dem Sporophyll abgewandten Seite liegt. Der „Ring" hat hier wirklich die Gestalt eines (nicht vollständigen) Ringes, der in etwas schiefer Richtung annähernd quer zur Längsachse des Sporangiums unterhalb von dessen Scheitel liegt, wir sehen hier besonders deutlich, daß die Lage des Ringes nur „Mittel zum Zweck" ist, d. h. es kommt auf die Lage der Aufspringlinie an; der Ring an sich würde freieren Spielraum haben, wenn seine Aufrißstelle dem Sporophyll zugekehrt liegen würde. Es ist aber klar, daß eine solche Lage die Sporenverbreitung sehr beeinträchtigen müßte.

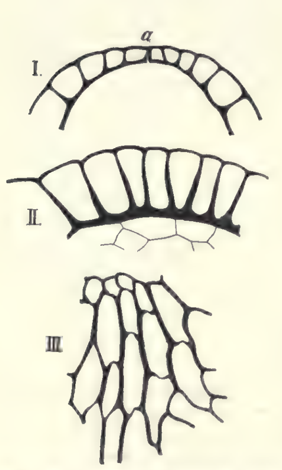


Fig. 508. *I* Querschnitt durch die Aufrißstelle (*a*) des Sporangiums von Aneimia rotundifolia. *II* Ringzellen von Osmunda regalis im Querschnitt. *III* Ringzellen von Todea barbara in Flächenansicht, sämtlich vergr.

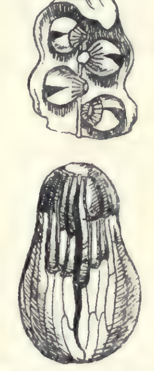


Fig. 509. Aneimia tomentosa. Obere Spitze eines Sporophyllfiederchens, unten Sporangium (von der Aufrißseite). Stärker vergr. Nach PRANTL (aus CHRIST, Farnkräuter).

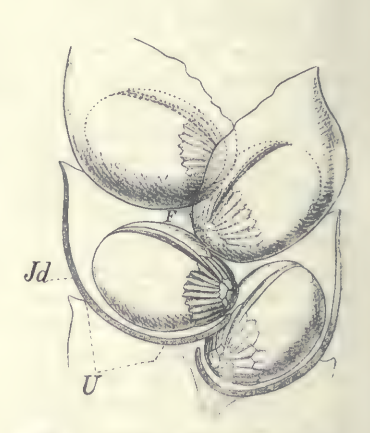


Fig. 510. Lygodium microphyllum, Stück eines fertilen Blattzipfels von unten. Vier Sporangien sichtbar, bei den beiden untersten das Indusium weggeschnitten gezeichnet, die beiden obersten schimmern durch das durchsichtig gedachte Indusium durch.

Analoge Fälle finden wir bei den Schizaeaceen (Fig. 504 *I*, *II* und *IV*, 508 *I*), die zum Schlusse noch kurz erwähnt sein mögen. Hier ist allgemein der Ring quer unterhalb der Sporangienspitze angeordnet, und das Sporangium öffnet sich mit einem Längsriß, der n a c h a u ß e n sieht. „Außen" kann aber hier, wie oben erwähnt, eine verschiedene Bedeutung haben, es seien deshalb die einzelnen Gattungen hier kurz besprochen.

Bei M o h r i a sitzen die Sporangien mit ihrem kurzen Stiele der Sporophyllunterseite annähernd rechtwinklig auf. Sie sind dementsprechend auch weniger ausgeprägt dorsiventral gebaut, als bei den anderen Arten, die Aufspringstelle fand ich stets nach dem Blattrande hin gerichtet. Bei Schizaea und Aneimia stehen die Sporangien schief zum Sporophyll, die Rißstelle sieht auch hier nach außen (Fig. 509),

---

ähnlich wie bei Selaginella), was die Auswärtsbewegung der Klappen erleichtert. Die Querrisse sind durch den Bau der Sporangienwand vorgezeichnet, scheinen aber, wie erwähnt, übersehen worden zu sein.

dementsprechend sind sie nach der Außenseite hin ausgebaucht, das Sporangium ist also auch in seiner äußeren Gestalt ausgesprochen dorsiventral. Die Rißstelle ist, wie Fig. 508 *I* zeigt, hier besonders deutlich ausgebildet. Die interessantesten Verhältnisse finden sich bei Lygodium. Hier sind die Sporangien einzeln in Taschen eingeschlossen (Fig. 510), so daß der Ring schief nach der Unterseite gerichtet ist (die Längsachse des Sporangiums liegt aber nicht, wie es in der PRANTL'schen Figur und auch in den anderen mir zugänglichen Abbildungen dargestellt ist, in der Ebene des Sporophylls, sie macht mit dem kurzen Stiele einen Winkel von 90°). Steht diese merkwürdige Gestaltveränderung der Sporangien (verglichen mit den anderen Gattungen) mit der Sporenaussaat in Beziehung? Merkwürdigerweise ist diese Frage in den Beschreibungen von Lygodium nirgends erörtert, selbst die Art des Aufspringens wird öfters nicht richtig angegeben [1]). In Wirklichkeit aber ist diese Gestalt die, welche unter den gegebenen Bedingungen die Sporenaussaat am besten sichert. Gegeben ist die Stellung des Ringes (also longitudinale Dehiscenz), gegeben ferner die Indusiumtasche, in welcher das Sporangium liegt. Diese Tasche besteht aus zwei Teilen [2]), dem eigentlichen auf der Blattunterseite entspringenden Indusium und einem Teile der Blattfläche, in welchen das Indusium übergeht. Der freie Rand der Indusiumtasche liegt also schief nach unten gerichtet, und gerade so liegt auch die Aufsprungstelle der Sporangien (Fig. 510). Der Ring öffnet sich bei der Reife weit, dabei drückt er die untere Hälfte der Indusiumtasche nach außen. Es wird dies dadurch ermöglicht, daß der Ring an der Stelle liegt, wo das Indusium frei über die Blattfläche hervorragt, also eine Bewegung ungehemmt ausführen kann (*F* Fig. 510 oben). Wir sehen also, daß die Gestalt des Sporangiums auf das innigste zusammenhängt mit seiner Lage. Würde der Ring oben (statt unten) in der Indusiumtasche liegen, so würde der Austritt der Sporen wesentlich erschwert sein, denn eine Drehung resp. Bewegung des Indusiums ist hier, wo es mit der Blattfläche zusammenhängt, kaum möglich. Die starke Verlängerung der Außenseite des Sporangiums (Fig. 511), welche zu einer Drehung desselben um 90° führt, bringt also den Annulus nach unserer Auffassung in die für seine Funktion zweckmäßigste Lage; zugleich ist hervorzuheben, daß das eigenartige Wachstum des Sporangiums nur eine Steigerung des Verhaltens ist, das schon bei Aneimia angeführt wurde, auch hier ist die Außenseite

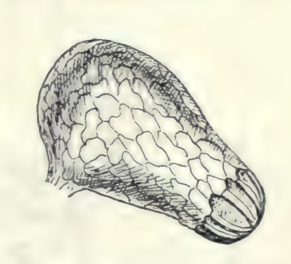


Fig. 511. Lygodium japonicum, Sporangien nach PRANTL. Vergr. (Aus CHRIST, Farnkräuter.)

---

1) So bei LÜRSSEN, Handb. d. systemat. Botanik, p. 570, Fig. 146 *A*, wonach die Sporangien mit einem der unteren Indusienhälfte zugekehrten Längsriß aufspringen würden.

2) PRANTL hat die ganze Indusientasche als einheitliches Indusium aufgefaßt, weil sie als Halbringwall unterhalb des randständig angelegten Sporangiums entsteht. Meiner Ansicht nach liegt aber nichts anderes vor, als bei Schizaea und einer Anzahl Aneimia-Arten, d. h. die randständig angelegten Sporangien werden durch einen Auswuchs der Blattoberseite auf die Unterseite verschoben. Gleichzeitig mit diesem Auswuchs bildet sich aber das Indusium der Unterseite. Die PRANTL'sche (wohl von dem Wunsche, eine Analogie mit der Integumentbildung der Samenanlagen zu finden, beeinflußte) Auffassung müßte eine komplizierte Verwachsung der Indusien annehmen, während die oben erwähnte sich den Verhältnissen, wie mir scheint, ungezwungen anschließt.



Fig. 512. Lygodium japonicum, Habitusbild (verkl.) aus CHRIST, Farnkräuter. Die Blätter entspringen aus einem horizontal kriechenden Rhizom. Es ist nur ein Stück eines Blattes gezeichnet. An der Rhachis sitzt eine (verzweigte) Fieder erster Ordnung. Sie hat zwei Fiedern zweiter Ordnung, dazwischen die unentwickelt bleibende Spitze. Nur die linke Fieder zweiter Ordnung ist gezeichnet, von der rechten nur das (herabgebogene) Stück ihres Rhachis. Rechts-unten ein fertiles Fiederblättchen. Es ist viel mehr zerteilt, als die sterilen Fiedern derselben Ordnung, und zeigt die dicht gedrängten Indusientaschen.

der Sporangien stärker entwickelt, als die Innenseite; die „Disposition" zu dorsiventraler Entwicklung der Sporangien ist in der ganzen Gruppe vorhanden, bei Lygodium extrem gesteigert. — Daß gerade bei dieser Gattung die Sporangien einen so ausgiebigen Schutz (durch Versenkung in die Indusiumtasche) erfahren, dürfte mit der kletternden Lebensweise dieser Farne zusammenhängen. Die Blätter klettern weit in die Sträucher etc. hinauf[1]). Die fertilen Blattfiedern (Fig. 512) bilden sich nur im obersten Teile. Kletterblätter sind also verhältnismäßig sehr exponiert, dem entspricht der ausgiebige Schutz der Sporangien.

Die verschiedene im Vorstehenden geschilderte Lage des Ringes der Farnsporangien kann auch Anlaß geben zu phylogenetischen Spekulationen. Hat bei den einzelnen Gruppen eine „Verschiebung" des Ringes stattgefunden oder nicht? Mir scheinen zu einer Beantwortung dieser Frage derzeit keine entscheidenden Thatsachen vorzuliegen. Solche hätten wir, wenn wir nachweisen könnten, daß wir auszugehen haben von einer bestimmten, schon differenzierten Form, durch deren Umbildung dann andere entstehen. Eine solche Umbildung findet sich in manchen Fällen, wo ein Funktionswechsel stattgefunden hat. Aber viel häufiger dürfte sein, daß die in dem Aufbau des Protoplasmas begründeten „Entwicklungsmöglichkeiten" unter dem Einfluß äußerer oder innerer formativer Reize sich von Anfang an nach verschiedenen Richtungen hin entfalten. Nehmen wir also ein „Ursporangium" an, so braucht man ihm nicht eine bestimmte Lage des Ringes zuzuschrei-

---

[1]) Es geschieht dies auf doppelte Weise: einmal dadurch, daß die Blattspindel Stützen umschlingt, außerdem aber ist Lygodium zugleich „Spreizklimmer". Bei Lygodium japonicum z. B. (Fig. 512) bleibt die Spitze der Blattfiedern erster Ordnung meist unentwickelt, während die beiden unteren Fiedern zweiter Ordnung wohl entwickelt sind und, weit abstehend. zum Spreizklimmen dienen. Der eingerollt bleibende Vegetationspunkt der Fiedern erster Ordnung kann aber sein Wachstum wieder aufnehmen. Der Fall liegt ähnlich wie bei den Gleicheniaceen (vgl. p. 514).

ben, sondern nur die Fähigkeit, die Wandzellen (im Zusammenhang mit der Lage des Sporangiums) in größerer oder kleinerer Zahl zu verdicken und so zum Öffnungsapparat zu gestalten. Ob man dabei ausgehen will von Sporangien mit noch ganz fehlender Wandverdickung, wie sie bei Ceratopteris z. B. sich zuweilen finden, oder von einer Sporangienform wie die von Lycopodium, bei welchem die Mehrzahl der Wandzellen aktiv sind, scheint ohne großen Belang; was hier hervorgehoben werden sollte, ist, daß z. B. ein Hymenophyllumsporangium niemals eine andere Lage des Ringes besessen zu haben braucht, als wir sie jetzt finden; eine Verschiebung derselben anzunehmen, würden wir nur dann berechtigt sein, wenn wir Grund zu der weiteren Annahme hätten, daß die Lage und Gestalt der Sporangien früher eine andere war. Eine Verschiebung der Aufrißstelle der Sporangien läßt sich, wie wir sahen, bei Lycopodium inundatum als wahrscheinlich betrachten. Lygodium aber bot uns ein Beispiel, das zeigte, wie innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe, nachdem die Lage des Ringes einmal fixiert ist, die Gesamtgestalt des Sporangiums sich der Aufgabe der Sporenverbreitung anpaßt, wir konnten nachweisen, daß die von den verwandten Formen abweichende Ausbildung des Sporangiums bedingt ist durch seine taschenförmige Umhüllung einerseits, die einmal gegebene Lage des Ringes andererseits. Lygodium erscheint uns also nicht als eine primitive, sondern als eine stark veränderte Schizaeaceenform.

Es sei schließlich noch auf eine andere Seite der Frage nach der Bedeutung der Lage des Annulus bei den Farnen hingewiesen. Ich habe früher[1]) kurz hervorgehoben, daß die Lage des Ringes am Farnsporangium nicht als Anpassungscharakter betrachtet werden können. Dieser Ansicht bin ich, obwohl sie mit dem oben vorgetragenen scheinbar in Widerspruch steht, auch jetzt noch. Es war ersichtlich, daß die Anordnung des Ringes in engster Beziehung steht zur Gesamtgestalt des Sporangiums einerseits, zu seiner Lage andererseits, und daß sie unter den gegebenen Verhältnissen eine zweckmäßige ist. Aber die Zweckmäßigkeit allein kann uns nicht erklären, warum die Aufgabe, die Sporangien zu öffnen und die Sporen zu verbreiten, in so verschiedener Weise gelöst ist. Ein Osmunda-Sporangium würde auch mit einem Gleicheniaceen- oder Schizaeaceenring gut funktionieren. Es kommt offenbar hier wie überall die „innere Konstitution" der Pflanze einerseits, die Zweckmäßigkeit andererseits in Betracht. Was wir einstweilen bei einer Anzahl von Sporangien nachweisen können, ist die Beziehung der Lage und der Gestalt derselben zur Öffnungsweise, bei allen anderen Fragen haben wie es mit Hypothesen zu thun.

Der Bau der Sporangienwand ist ein bei den verschiedenen Pteridophytenformen offenbar sehr konstanter. Doch giebt es auch Arten, welche darin variieren; das auffallendste Beispiel ist Ceratopteris, bei welcher sich alle Abstufungen von einem „vollständigen vertikalen" Ringe bis zum Fehlen desselben[2]) finden. Bei einem von mir in Britisch Guiana gesammelten Exemplare[3]) z. B. besteht der Ring meist aus fünf bis sechs

[1]) Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen, München 1898, p. 23.

[2]) Vgl. HOOKER, Species filicum, II, p. 236.

[3]) Diese von HOOKER und GREVILLE (Ic. Fil., Taf. 97) als „Parkeria pteridioides" bezeichnete Form ist doch wohl verschieden von der in unseren Gewächshäusern kultivierten. Wenigstens war ich nie imstande, aus der letzteren die eigentümlichen schwimmenden Formen mit mächtig angeschwollenen Blattstielen zu erziehen, wie ich sie in Britisch Guiana antraf. Die Frage ist experimentell näher zu prüfen; aus anderen Tropenländern sind meines Wissens ähnliche Formen nicht beschrieben, es ist also in Südamerika vielleicht eine besondere „physiologische Rasse" dieses Farnkrauts zur Entwicklung gelangt.

Zellen, in der übrigen Sporangienwand ist er nicht zur Anlegung gelangt. Ein derartiger rudimentärer Annulus ist für die Verbreitung der Sporen kaum von Bedeutung. Zwar sind uns die Ursachen dieser Variation unbekannt, aber es ist, wie mir scheint, biologisch verständlich, daß der Annulus verschwinden kann bei einem Farn, der, auf dem Wasser schwimmend, seine Sporen nicht weit auszustreuen braucht, da sie durch Wasserströmungen leicht verbreitet werden können: außerdem ist Ceratopteris durch seine reichliche ungeschlechtliche Vermehrung von der Sporenverbreitung viel weniger abhängig, als die meisten anderen Farne. Die genannte Erscheinung bedarf aber um so mehr der näheren Untersuchung, als bei den Ceratopteris-Sporangien auch sonst die Beziehungen der Ringlagerung zur Sporangiengestalt ziemlich dunkel sind. Auch in seiner Struktur weicht der Ring von dem der Polypodiaceen ab, er besteht aus sehr zahlreichen, niederen und breiten Zellen. Bei der Öffnung der Sporangien werden nur wenig Sporen fortgeschleudert, die meisten bleiben (wenn man eine Sporophyllfieder in umgekehrter Lage beobachtet) im Sporangium liegen, eine Thatsache, die wieder darauf hinweist, daß die Sporenverbreitung hier in etwas anderer Weise erfolgt, als bei den gewöhnlichen Landfarnen.

§ 3. **Entwicklung der Sporangien.**

Auch hier können nur kurz die Hauptzüge hervorgehoben werden. Die Entwicklungsgeschichte hat gezeigt, daß alle Sporangien eine der Hauptsache nach übereinstimmende Entwicklung durchlaufen, vor allem ist charakteristisch, daß sämtliche Sporen, wie bei den Bryophyten, hervorgehen aus Sporenmutterzellen, die (unter „Reduktion der Chromosomenzahl") sich teilen in vier Tochterzellen; dies gilt auch für die Mikrosporangien der Samenpflanzen (deren Entwicklung deshalb hier mit besprochen werden kann). In den Makrosporangien derselben treten eigenartige Verhältnisse auf, die eine besondere Besprechung erfordern.

Ein Sporangium mittlerer Entwicklung besteht aus einer von einer (je nach den Einzelfällen verschiedenen) Zahl von Zellschichten zusammengesetzten W a n d [1]), einem inneren Gewebe, dessen Zellen dicht mit Protoplasma erfüllt sind und sich später zu Sporenmutterzellen gestalten — es soll als s p o r o g e n e r Z e l l k o m p l e x bezeichnet werden — und einer oder mehreren Zellschichten von charakteristischem Aussehen, welche den sporogenen Zellkomplex umhüllen. Diese Hüllzellen zwischen sporogenem Zellkomplex und Sporangienwand werden als T a p e t e n z e l l e n, ihre Gesamtheit wohl auch als Tapete bezeichnet. Wir sehen in den Mikrosporangien von Symphytum (Fig. 513) und Knautia (Fig. 514), sowie dem in Fig. 515 abgebildeten Sporangium von Selaginella eine, in dem Sporangienlängsschnitt von Botrychium (Fig. 501) mehrere Schichten von Tapetenzellen.

Ihre Bedeutung ist eine ernährungsphysiologische. Sie liefern den Sporenmutterzellen Bildungsstoffe, namentlich auch später für die Ausbildung der äußeren Sporenhüllen. Bei den Farnen und in den Mikrosporangien werden die Wände der Tapetenzellen aufgelöst, ihr Plasma mit den (oft durch direkte Kernteilung vermehrten) Kernen wandert zwischen die isolierten Sporenmutterzellen oder ihre Tochterzellen ein und wird von diesen

---

[1]) Ist die Sporangienwand mehrschichtig, so bezeichnen wir im folgenden die unter der äußersten Schicht derselben liegenden Zellen als S c h i c h t z e l l e n (abgekürzt für Wandschichtzellen).

aufgebraucht. Bei Selaginella [und Isoëtes [1])] dagegen bleiben sie bis zur Sporenreife erhalten, sie sondern hier offenbar gelöste, von den Sporenmutterzellen verwendete Stoffe ab und haben hier wie anderwärts auch die Aufgabe, die von der Sporangienwand zugeführten Baumaterialien in verwendbare Form überzuführen. Es scheint, daß wir zweierlei Arten von „Tapeten" unterscheiden können (die wahrscheinlich durch Übergänge miteinander verbunden sind). Die Farne, Equisetinen und die Mikrosporangien der Samenpflanzen haben typisch eine Plasmodialtapete, d. h. die Tapetenzellen zeigen die oben erwähnte Auflösung ihrer Wände und Einwanderung des Inhalts zwischen die Sporenmutterzellen oder ihre Tochterzellen. Die Sporangien der Lycopodiaceen und noch ausgesprochener die der Selaginellen (und Isoëten) haben eine Sekretionstapete, eine Plasmaeinwanderung zwischen die Sporenmutterzellen findet nie statt. Abgesehen von Isoëtes, stimmt diese Gruppierung (nach dem Verhalten der Sporangien) überein mit der p. 387 angegebenen.

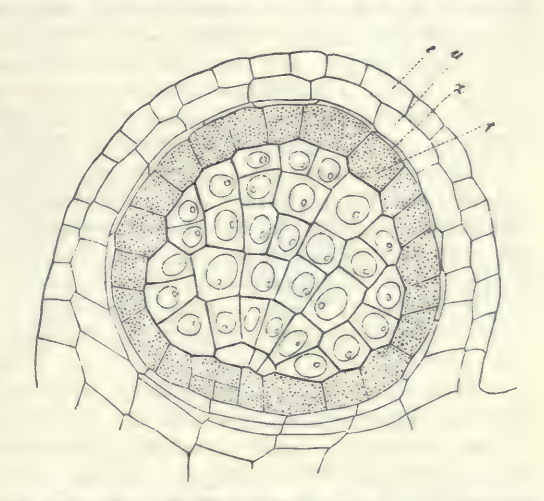


Fig. 513. Querschnitt durch ein Mikrosporangium von Symphytum officinale. In der Mitte der sporogene Zellkomplex, in dessen Zellen die großen Zellkerne angedeutet sind, er ist umgeben von einer Schicht Tapetenzellen (*t*), die punktiert sind. Die Wand besteht aus drei Schichten: der Epidermis *e*, der zum Endosporium werdenden Mittelschicht *u* und der schon stark zusammengedrückten Innenschicht *z*.

Es mag also besonders betont sein, daß der Begriff „Tapetenzellen" kein morphologischer ist (als solcher wird er auch von neueren Autoren, z. B. KÖRNICKE, für die Samenanlagen der Angiospermen noch angewendet), sondern ein funktioneller, wie ich schon in Vergl. Entwicklungsgeschichte, p. 384 hervorhob; demgemäß ist auch ihr Ursprung kein einheitlicher.

Wo der sporogene Zellkomplex einen größeren Umfang erreicht, sehen wir häufig Einrichtungen, welche eine ausgiebigere Nahrungszufuhr ermöglichen. Diese bestehen (wie früher [2]) hervorgehoben) einerseits in einer Oberflächenvergrößerung des sporogenen Zellkomplexes, andererseits darin, daß einzelne — in extremen Fällen sehr zahlreiche — Zellen oder Zellkomplexe derselben steril werden und zur Nährstoffzufuhr für die fertilen dienen.

Ersteres ist z. B. der Fall in den Sporangien von Lycopodium clavatum, annotinum u. a. und den Mikrosporangien vieler Angiospermen (Fig. 515 *pl*). Wir sehen hier den sporogenen Zellkomplex gekrümmt und dadurch mit zahlreicheren sterilen Zellen, namentlich an seiner Basis, im Zusammenhang.

---

[1]) Vgl. FITTING, Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella etc. Bot. Zeitung, 1900, p. 107 ff.

[2]) Auf die Beziehungen zwischen der Gestaltung des sporogenen Zellkomplexes und seiner Ernährung wurde vom Verf. unter anderem in der Abhandlung „On the simplest form of moss" (Annals of botany, VI (1892), p. 358) hingewiesen.

Letzteres findet sich in auffallendster Weise bei den großen breiten Sporangien von Isoëtes, die durchsetzt sind von den „Trabeculae“, sterilen Gewebszügen, deren Auftreten durch die Größe der Sporangien verständlich wird; sie werden (wie a. a. O. hervorgehoben wurde) der Nährstoffzufuhr zu den sporogenen Zellen dienen, außerdem erleichtern sie vermöge ihrer Intercellularräume auch den Gasaustausch. Ganz ähnliche Einrichtungen hat BOWER für Lepidodendron nachgewiesen. Unregelmäßig angeordnete sterile Zellen fand derselbe Autor auch im sporogenen Gewebe von Equisetum, Tmesipteris und Psilotum, ebenso bei Ophioglossum[1]), wo ROSTOWZEW schon Analoges angegeben hatte. Diese Fälle erinnern an die früher von Lebermoosen angeführten. Ganz ähnliche Fälle finden wir in den Mikrosporangien mancher Samenpflanzen (vgl. p. 731). Die einiger Onagrariaceen sind durch Gewebeplatten abgeteilt, bei Viscum, Rhizophora u. a. (vgl. Fig. 486) sind die fertilen Zellen in den Antheren auf einzelne Gruppen beschränkt.

Der Ursprung des sporogenen Zellkomplexes hat in den letzten Jahren zu einer Reihe von Untersuchungen Veranlassung gegeben, namentlich der Frage, ob er sich seiner Abstammung nach zurückführen läßt auf eine Zelle, Zellreihe oder Zellschicht, die schon in sehr jungen Stadien der Sporangienentwicklung durch ihren reichen Protoplasmagehalt hervortritt und durch Teilungen die sporogenen Zellen liefert; diese „Urmutterzellen“ wurden als Archespor bezeichnet[2]).

STRASBURGER[3]) hat neuerdings hervorgehoben, der Schwerpunkt der Entwicklungsvorgänge, die sich in den Sporangien abspielen, könne nicht in das Archespor verlegt werden, vielmehr hebe die neue Generation mit den Sporenmutterzellen an, wie die bei der Teilung derselben stattfindende Reduktion der Chromosomenzahl, auch die Loslösung dieser Zellen aus dem Gewebeverband zeige. Gewiß darf der Schwerpunkt der Entwicklung nicht in ein einzelnes Stadium verlegt werden, denn im Grunde kann man bei Entwicklungsvorgängen von einem „Schwerpunkt“ überhaupt nicht sprechen. Es handelt sich um eine Reihe bestimmt aufeinander folgender Vorgänge, welche in dem vorliegenden Falle zur Sporenbildung führen. Daß uns bei dieser die Veränderungen bei der Kernteilung am auffallendsten erscheinen, liegt, wenigstens zum Teil, gewiß nur an der Unvollkommenheit unserer Untersuchungsmethoden. Sicher treten doch auch im Protoplasma Veränderungen ein, und zwar nicht plötzliche, sondern allmählich vorbereitete. Und diese sprechen sich meiner Auffassung nach auch in der Entwicklung des sporogenen Gewebes aus dem Archespor aus. Daß das letztere eine von dem übrigen Gewebe verschiedene Beschaffenheit hat, wird bei Besprechung der Aposporie zu erläutern sein. Übrigens war das Ziel der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über die Sporangien der „Nachweis der Homologie der Entwicklung in der ganzen Reihe der Sporangien“[4]), ein Nachweis, der, wie a. a. O. hervorgehoben, auch bestehen bliebe, wenn die Differenzierung des Archespors nicht überall so frühzeitig erfolgt, wie in einigen Fällen.

---

[1]) Bei Ophioglossum pedunculosum und Equisetum arvense waren in den von mir untersuchten Fällen nur eingewanderte Tapetenzellen, keine „sterilisierten“ sporogenen Zellen nachweisbar.

[2]) GOEBEL, Beitr. zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeitung, 1880 u. 1881; Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, p. 382 ff.

[3]) STRASBURGER, Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centralbl., 1894, 14. Bd.

[4]) Vgl. Entwicklungsgesch., pag. 384, Anm. 2.

a) Mikrosporangien der Angiospermen. Wie WARMING [1]) nachgewiesen hat, geht das Archespor sowohl als die das sporogene Gewebe später nach außen hin umgebenden Wandschichten hervor aus einer unter der Epidermis liegenden Zellreihe oder Zellschicht. Es teilt sich nämlich in jeder der vier Staubblattkanten eine unter der Epidermis liegende (hypodermale) Zellreihe oder Zellschicht durch perikline Wände (Fig. 515 *2*). Von den dadurch entstandenen Zellen stellen die nach innen hin gelegenen das Archespor, die äußeren die Schichtzellen vor, die sich nun noch weiter durch perikline Wände spalten. Die innersten der aus ihnen hervorgegangenen Zellen gestalten sich später zu Tapetenzellen (Fig. 513 u. 514 *t*, *t*), während die anderen Tapetenzellen von den dem Archespor nach innen an-

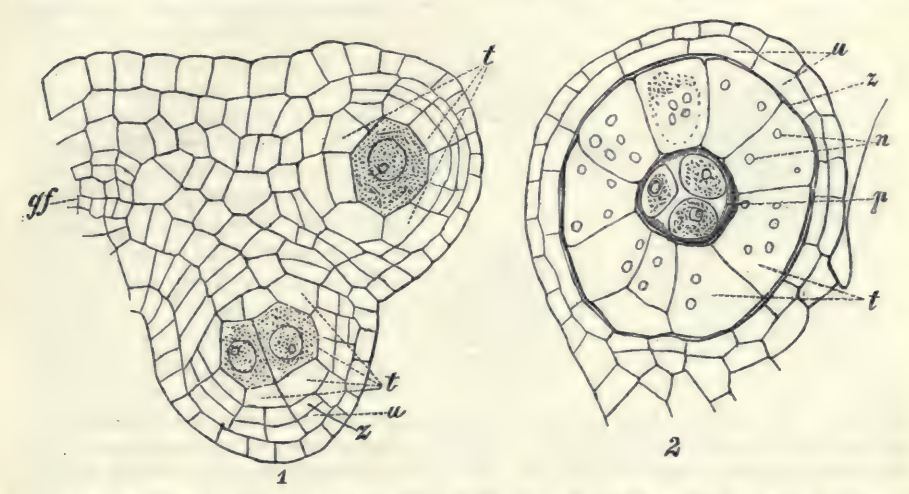


Fig. 514. Knautia arvensis. Antherenquerschnitte. *1* jüngeres, *2* älteres Stadium, in welch letzterem die nur in Einzahl auf dem Querschnitt vorhandene Pollenmutterzelle *p* sich bereits in vier Tochterzellen geteilt hat. *t* Tapetenzellen, *u* und *z* Schichtzellen, von denen *z* zusammengedrückt wird, *u* die Faserschicht der Wand (das Endotherium) bildet. In *2* sind die Tapetenzellen mehrkernig.

grenzenden Zellen geliefert werden. Es ergeben sich die geschilderten Vorgänge, welche in allen Einzelheiten denen in den Sporangien der Gefäßkryptogamen entsprechen, schon aus der Vergleichung der Figuren.

Bei Hyoscyamus ist, wie Fig. 515 *2* zeigt, das Archespor auf dem Querschnitt eine Zellreihe. Das sporogene Gewebe, welches aus demselben hervorgeht, ist nicht sehr umfangreich, es besteht nur aus zwei Zelllagen und ist bogenförmig gekrümmt, so daß das Gewebe des Staubblattes in den Pollensack hineinragt. Diese Gewebepartien sind von CHATIN als „Placentoiden“ bezeichnet worden, sie haben aber mit einer wirklichen Placenta nichts gemeinsam. Viel umfangreicher ist das sporogene Gewebe entwickelt bei Symphytum (Fig. 513), es geht auch hier aus einer Zellschicht (die im Querschnitt aus nur wenigen Zellen besteht) hervor (vgl. WARMING's Figuren von Symphytum orientale, a. a. O. Taf. 3, Fig. 1—8). Dagegen finden sich auch Fälle, in welchen die Archesporzellen direkt zu Pollenmutterzellen werden. So bei Knautia arvensis (Fig. 514). Das Archespor ist hier eine Zellreihe, die Zellen derselben verdoppeln sich in einigen Pollensäcken

[1]) WARMING, Über pollenbildende Phyllome und Kaulome, Botan. Abhandl., herausgeg. v. HANSTEIN, II. Bd. 1873.

durch eine Längswand (selten zwei), so in Fig. 514 *1* unten, und die beiden dadurch entstandenen Zellreihen werden nun zu Pollenmutterzellen, in anderen Fällen aber (Fig. 514 *2*) unterbleibt diese Teilung, und die Archesporzellen werden direkt zu Pollenmutterzellen.

Es ist in Fig. 514 *1* die äußere Umhüllung des Pollensackes gebildet von vier Zellschichten: den Tapetenzellen (*t*), zwei Lagen von Schichtzellen (*u* und *z*) und der Epidermis. Daß äußere Tapetenzellen und Schichtzellen aus Spaltung einer Zellenlage hervorgegangen sind, ist noch deutlich erkennbar. Die untere Schichtzellenlage (*u*) wird von den Tapetenzellen, die sich, wie Fig. 514 *2* zeigt, sehr vergrößern, später zusammengedrückt (ursprünglich diente sie wohl mit zur Stoffzuleitung zum sporogenen Zell-

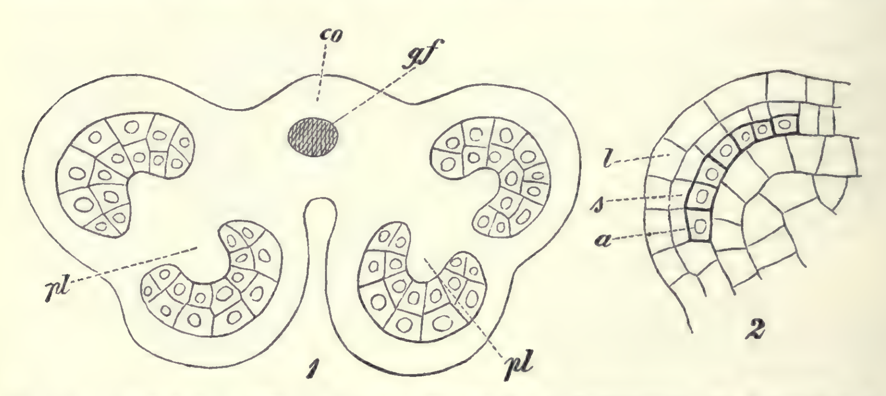


Fig. 515. Hyoscyamus albus. *1* Antherenquerschnitt, *gf* Gefäßbündel des Konnektivs *co*, in den Mikrosporangien das sporogene Zellgewebe eingezeichnet, *pl* steriles Gewebe unterhalb des sporogenen Zellkomplexes. *2* Schematischer Querschnitt einer jüngeren Anthere, *a* Archespor.

komplex), die äußere bildet sich hier, wie bei vielen anderen Pollensäcken, zur fibrösen Zellschicht (dem Endothecium) um. Die Zellwände derselben sind auf ihrer Innenseite mit Verdickungsfasern besetzt. Sie sind die „aktiven“ Zellen. Beim Austrocknen entsteht eine Spannung, welche die Antherenwand an ihrer schwächsten Stelle, und diese pflegt der Trennungswand zwischen den beiden Pollenstöcken einer Antherenhälfte gegenüberzuliegen, aufreißt. Die erwähnte, aus mehreren Zellenlagen bestehende Trennungswand ist vorher schon entweder ganz oder nur in ihrem unteren Teile zerstört.

Die Tapetenzellen werden auch hier, etwa um die Zeit, wo die jungen Pollenkörner sich isolieren, aufgelöst. Vorher findet vielfach eine Vermehrung der Zellkerne in ihnen statt (Fig. 514), welche in den von Strasburger untersuchten Fällen durch Fragmentation erfolgt. Das Protoplasma der Tapetenzellen wird von den heranwachsenden Pollenkörnern (Mikrosporen) aufgebraucht.

Bei einigen der von Warming untersuchten Pflanzen (Zannichellia, Gladiolus, Ornithogalum, Funkia ovata, Eschscholtzia californica, Tropaeolum) blieben Zweifel über die erste Differenzierung des Archespors. Möglich ist es auch, daß zuweilen mehr als eine Zellschicht sich zum Archespor gestaltet, wenigstens giebt für Tropaeolum Warming ein solches Verhalten an; ich gestehe aber, daß nach seinen Figuren mir die Zurückführung dieses Falles auf das gewöhnliche Schema keineswegs ausgeschlossen er-

scheint, namentlich wenn man annimmt, daß im Archespor sehr unregelmäßig gestellte Teilungswände auftreten.

b) Sporangien der Pteridophyten. Ähnliche Differenzen betreffs der scharfen Abgliederung des Archespors finden sich auch bei den Pteridophytensporangien. Zunächst geht aus der Abbildung eines Sporangiums mittlerer Entwicklung von Selaginella in Fig. 516 rechts deutlich hervor, daß es mit dem entsprechenden Entwicklungsstadium eines Angiospermenmikrosporangiums durchaus übereinstimmt. Die Figur zeigt oben links einen Längsschnitt durch ein junges Sporangium. *a* ist dabei nach meiner früheren Auffassung eine Archesporzelle (in Wirklichkeit liegen der flachen Gestalt des Sporangiums entsprechend mehrere Archesporzellen nebeneinander, wie Tangentialschnitte zeigen), *t* die erste Tapetenzelle, welche vom Archespor abgegeben ist; die Sporangienwand wird später durch Spaltung zweischichtig. Nach Bower findet die Abtrennung der Wand vom Archespor nicht so frühzeitig statt, wie ich es angenommen hatte, die Zelle *t* würde aus einer Teilung der Außenzelle hervorgehen und sich mit an der Bildung des sporogenen Zellkomplexes beteiligen. Ich habe diese Frage nicht aufs neue untersucht und verweise deshalb auf die sehr eingehenden Abhandlungen Bower's[1]), welche meine alten — vor der Zeit der Mikrotomtechnik ausgeführten — Untersuchungen vielfach ergänzt und teilweise berichtigt haben. Nach Bower ist in manchen Fällen die Abgrenzung des Archespors weniger scharf, als ich es angenommen hatte; er glaubt, daß z. B. bei Equisetum arvense und Isoëtes sporogene Zellen auch von denen geliefert werden können, die ich als Anlage der Sporangienwand betrachtet hatte. Daß die Wand sich von den sporogenen Zellen verhältnismäßig spät differenziert, hatte ich schon für Ophioglossum angegeben, und nach Bower's Untersuchungen kommt dies auch anderwärts vor. Eine Schwankung in der Ausbildung der sporogenen Zellen findet sich auch bei den Moosen; selbst bei den Laubmoosen mit scharf differenziertem Archespor können Columella-Zellen gelegentlich fertil werden. Es scheint mir die Frage, ob sich das Archespor etwas früher oder später differenziert, eben deshalb von keiner prinzipiellen Bedeutung, weil offenbar beide Fälle vorkommen. Absolut starre Regeln giebt es bei den Organismen nirgends. Soweit ich sehen kann, ist bezüglich der ersten Anlegung der Sporangien der einfachste Ausdruck der Thatsachen der, daß man sagt: Der wesentliche Inhalt der Sporangien (sporogener Zellkomplex + Sporangienwand) läßt sich zurückführen auf eine oberflächlich gelegene Zelle, Zellreihe oder Zellfläche. Diese teilt sich

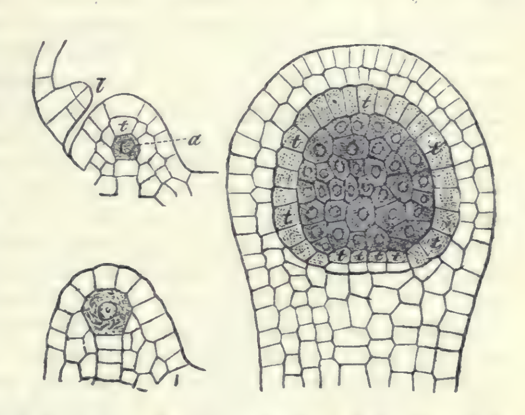


Fig. 516. *A* und *B* Selaginella spinulosa, Längsschnitte durch ein sehr junges und ein älteres Sporangium. *C* (nach Jönsson) Längsschnitt durch den Nucellus (das junge Makrosporangium von Cuphea Zimspanii). Archespor schattiert.

[1]) Studies in the morphology of spore-producing members (Phil. Transactions of the Royal Society). I. Equisetineae and Lycopodiaceae (Vol. 185, 1894). II. Ophioglossaceae, 1896. III. Marattiaceae, 1897. IV. The leptosporangiate ferns, Vol 192.

durch perikline Wände. Damit kann die Anlage von Wand und sporogenem Komplex geschieden sein, es kann aber die äußere Zelle (resp. Zellschicht) auch zur Vermehrung des sporogenen Komplexes beitragen, die Wand also erst später sich abscheiden. Man könnte also jene oberflächliche Zelle resp. Zellschicht als Archespor bezeichnen, das früher oder später sterile Zellen abgliedert, während bei den Sporangien der Angiospermen das Archespor eine unter der schon differenzierten Epidermis liegende Zellschicht ist, womit dann die oben hervorgehobenen Differenzen im Wandbau der Pteridophyten und Gymnospermen einerseits, der Angiospermen andererseits zusammenhängen würden [1]).

Jedenfalls ist bei allen Sporangien in den Grundzügen der Entwicklungsgang derselbe. Die Differenzen im einzelnen zu verfolgen, ist mehr Sache der Systematik. Es sei deshalb nur erwähnt der Unterschied zwischen „Eusporangien" und „Leptosporangien". Erstere gehen aus mehreren, letztere aus einer Zelle hervor (Übergänge bei den Osmundaceen), erstere haben eine wenigstens der Anlage nach mehrschichtige, letztere eine einschichtige Wand, wahrscheinlich kann man auch als Unterschied hinzufügen, daß der Stiel der ersteren eigentlich eine Erhebung des Sporophyllgewebes darstellt (vgl. oben p. 658 Botrychium), der der letzteren aus dem Archespor hervorgeht, so daß, wenn wir die Sporangiummutterzelle der Leptosporangiaten (nicht, wie dies bis jetzt üblich ist, die tetraëdrische Innenzelle, aus der die Sporenmutterzellen hervorgehen) als Archespor bezeichnen, das letztere hier schon dadurch als die am meisten abgeleitete Bildung erscheinen würde, daß es erst nach Bildung einer Anzahl steriler Zellen zur Ausbildung der fertilen schreitet. Leptosporangien kommen nur bei den leptosporangiaten Farnen vor, alle übrigen Pteridophyten sowie die Samenpflanzen haben Eusporangien. Daß auch diese Unterschiede keine absoluten sein werden, ist von vornherein zu erwarten, es wurden früher schon (Vergl. Entwicklungsgesch.) die Osmundaceensporangien als ein wahrscheinliches Bindeglied zwischen beiden Sporangienformen betrachtet. Indem ich betreffs aller Einzelheiten der Sporangienentwicklung auf Bower's eingehende Darstellung verweise, möchte ich hier nur eine Frage, die nach dem Zustandekommen der Trennung von Mikro- und Makrosporangien, besprechen.

Wenn wir die Entwicklung der Makrosporangien der heterosporen Pteridophyten vergleichen mit der der Mikrosporangien, so sehen wir zwei Thatsachen von allgemeinem Interesse:

1) Die Entwicklung der beiderlei Sporangienformen geht längere Zeit gleichartig vor sich, und zwar entspricht die Entwicklung der Mikrosporangien der der Sporangien mit nur einerlei Sporen, während in den Makrosporangien eine Verkümmerung von Sporen der Sporenmutterzellen stattfindet. Die Makrosporangien zeigen in ihrer Entwicklung also deutlich, daß sie abzuleiten sind von solchen, die eine größere Anzahl von Sporen zur Ausbildung brachten, als dies jetzt der Fall ist. Thatsächlich sind auch bei fossilen Formen eine größere Anzahl von Makrosporen bekannt [2]).

[1]) Ich halte es nicht für begründet, wenn Smith (l. c. p. 255) sagt: „The origin of the sporogenous tissue from a hypodermal layer separated from the beginning from the epidermis is a spermatophyte character". Denn die Mikrosporangien der Gymnospermen verhalten sich offenbar wie die Sporangien der Pteridophyten (vgl. die Angaben und Abbildungen in Bot. Zeit., 1881).

[2]) Bei Calamostachys Casheana, einer fossilen Equisetine, sind zahlreiche Sporen in den Makrosporangien vorhanden, wenngleich weniger als in den Mikrosporangien (Scott, Lectures

2) Unter den jetzt lebenden heterosporen Formen findet insofern eine Abstufung statt, als die Makrosporangien von Salvinia und den Marsiliaceen noch sämtliche sporogene Zellen zur Tetradenbildung gelangen lassen; von den sämtlichen Tetraden bildet nur eine einzige dann eine der vier Tochterzellen zur Makrospore aus; obwohl hier also nur eine Makrospore in jedem Makrosporangium vorhanden ist, ist die Heterosporie doch weniger weit fortgeschritten, als bei Selaginella, wo vier einer Tetrade entstammende Makrosporen sich finden. Hier ist die Entwicklung der Makrosporangien dadurch ausgezeichnet, daß gewöhnlich nur eine Zelle des sporogenen Zellkomplexes (bei S. erythropus fand ich nicht selten zwei) zur Tetradenbildung gelangt; Fig. 517 zeigt ein Makrosporangium, bei welchem die Zellen des sporogenen Zellkomplexes sich losgelöst haben; eine ist größer und inhaltsreicher, als die andere, diese ist die Makrosporenmutterzelle, welche sich in vier Tochterzellen teilt. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die steril und ungeteilt gebliebenen[1]) Sporenmutterzellen mit zur Ernährung der begünstigten verwendet werden, wenngleich Reste sich lange erhalten. Auch dürfen wir wohl annehmen, daß eigentlich jede sporogene Zelle imstande wäre, zur fertilen zu werden, und daß die Verhältnisse hier einigermaßen ähnlich liegen, wie bei den Bienen, deren weibliche Larven potentiell alle sich zu Königinnen entwickeln können, während in Wirklichkeit dies meist nur bei einer besonders gut gefütterten geschieht. Allerdings scheint bei Selaginella, soweit meine Beobachtungen reichen, die begünstigte Zelle eine der annähernd in der Mitte des Sporangiums gelegenen zu sein; selbst wenn sie keine Stoffe aus den steril bleibenden Sporenmutterzellen aufnehmen sollte[2]), würde sie übrigens in der Ernährung begünstigt sein, da ihr allein alle von den Tapetenzellen gelieferten Materialien zuströmen. Sie ist übrigens schon vor Auflösung des sporogenen Zellkomplexes kenntlich[3]).

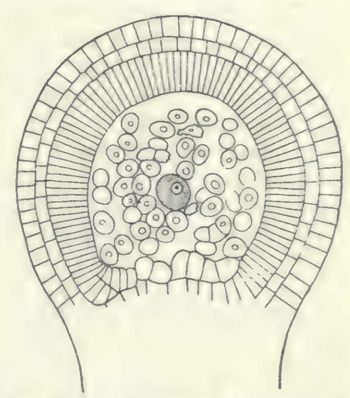


Fig. 517. Längsschnitt durch ein junges Makrosporangium von Selaginella erythropus. Die Makrosporenmutterzellen sind vereinzelt, eine central gelegene größere ist die, welche sich teilen wird.

Immerhin sehen wir bei Selaginella die Differenzierung der Makrosporenmutterzelle auf einem früheren Stadium der Entwicklung vor sich gehen, als bei Isoëtes, bei welcher in den Makro- und Mikrosporangien eine

---

on fossil botany, p. 53). Auch bei Lepidostrobus Veltheimianus waren mehr als vier Sporen in jedem Makrosporangium (8—16?, ibid. p. 173).

[1]) Wie z. B. schon SACHS richtig angegeben hat; die Angabe von D. CAMPBELL (Mosses and ferns, p. 504), daß die Differenzierung der Makrosporenmutterzelle erst nach der Tetradenteilung sämtlicher Sporenmutterzellen eintrete, beruht — wenigstens für die von mir untersuchten Arten — auf einem Irrtum.

[2]) Daß in den Mikrosporangien von Sel. helvetica und denticulata Sporenmutterzellen zu Grunde gehen, wurde früher hervorgehoben (Vergl. Entwicklungsgesch., p. 389). Dies zeigt gleichfalls, daß die Verschiedenheit von Mikro- und Makrosporangien nur eine graduelle ist.

[3]) Vgl. auch FITTING a. a. O.

weitere Annäherung an das Verhalten der Samenpflanzen erfolgt. Diese von mir früher schon vertretene Auffassung muß ich auch nach erneuten Untersuchungen an Isoëtes Hystrix[1]) und I. lacustis festhalten.

Der Widerspruch, welchen neuerdings FITTING[2]) und SMITH[3]) gegen meine Darstellung erhoben haben, bezieht sich auf nebensächliche Punkte, die Anordnung der Zellen, die Frage, wann die Trennung von Wand und Inhalt eintrete etc. In der „Vergl. Entwicklungsgeschichte“ (welche SMITH nicht berücksichtigt hat) habe ich angegeben, daß aus dem Archespor ein (aus annähernd rechtwinklig gegen die Sporangienoberfläche verlaufenden Zellen zusammengesetzter) Zellkomplex hervorgehe, der zunächst aus gleichartigen Zellen bestehe. Einzelne Zellreihenkomplexe aber verlieren ihren reichen protoplasmatischen Inhalt und bleiben auch im Wachstum hinter den anderen zurück; sie werden bald als Trabeculae kenntlich.

Ich kann nicht finden, daß SMITH's Darstellung davon in einem wesentlichen Punkte abweicht, er findet die Anordnung der Zellen weniger regelmäßig, ohne Zweifel variiert dieselbe, bei Isoëtes Hystrix z. B. verlaufen sie in (annähernden) Reihen, die schief nach der Basis des Sporangiums hin gerichtet sind; auch habe ich nirgends die Sporangien als gekammerte bezeichnet oder als zusammengesetzte (was SMITH als Konsequenz meiner Angaben bezeichnet), und die Trabeculae ausdrücklich als steril gewordenes sporogenes Gewebe betrachtet. Die Tapetenzellen werden wie bei Selaginella nicht aufgelöst.

Betreffs der Makrosporangien hatte ich angegeben, daß auf einem mittleren Stadium einzelne große, im Sporangium liegende Mutterzellen vorhanden seien. Dies ist auch der Fall, unrichtig war, wie die Untersuchungen der genannten Autoren gezeigt haben, die Angabe, daß die Makrosporenmutterzellen auf die umgebenden Zellen eine zerstörende Wirkung ausüben. Ich finde auch jetzt wieder Stadien, in denen die Makrosporenmutterzellen von der Oberfläche durch zwei, resp. drei Zellen getrennt sind, diese hatte ich als aus Teilung einer Archesporzelle, welche auch die Makrosporenmutterzelle liefert, stammend betrachtet und kann nichts finden, was diese Auffassung als irrig erweisen würde. Indes halte ich diesen Punkt, wie erwähnt, für einen nebensächlichen; für wichtiger halte ich die Thatsache, daß in den Makrosporangien von Isoëtes die Zellen, welche nicht zu Sporenmutterzellen wurden, sich weiter teilen, aber nicht mehr, wie Sporenmutterzellen dies thun, sondern viel mehr einen vegetativen Charakter annehmen, als die von Selaginella. In den Makrosporangien von I. Hystrix treten, wie ich in Übereinstimmung mit SMITH finde, übrigens anfangs eine Anzahl durch ihre Größe auffallende Zellen hervor, die aber nicht alle zu Makrosporenmutterzellen werden, die steril bleibenden teilen sich offenbar weiter. Hierin, nicht in den Zellanordnungsverhältnissen liegt, wie mir scheint, das Interesse, welches die Sporangienentwicklung von Isoëtes darbietet. Es zeigt sich hierin eine weitere Annäherung an das Verhalten der Makrosporangien der Samenpflanzen, eine Annäherung, die sich auch darin ausspricht, daß Makro- und Mikrosporangien von Selaginella in einem früheren Stadium sich voneinander unterscheiden lassen, als die von Isoëtes.

---

[1]) von der ich Material durch die Güte des Grafen SOLMS erhielt.

[2]) a. a. O.

[3]) SMITH, The structure and development of the sporophylls and sporangia of Isoëtes. Bot. Gazette, Vol. 29 (1900), p. 225 und 323.

§ 4. Phylogenetische Hypothesen zur Sporangienbildung.

In dem Kapitel über Sporophylle sind die Stellungs-, in dem vorliegenden die Bau- und Entwicklungsverhältnisse der Sporangien besprochen werden. Hier seien noch kurz erwähnt die Hypothesen, welche dem Bedürfnis entsprungen sind, einerseits die verschiedenen Formen der Sporangienbildung unter sich, andererseits die Fortpflanzungsverhältnisse der Pteridophyten und Samenpflanzen mit denen der Bryophyten zu verknüpfen. Es muß dabei verzichtet werden auf die Darstellung der von verschiedenen Autoren mehr oder minder eingehend begründeten Anschauungen; es sei verwiesen namentlich auf die Darlegungen Bower's, schon aus dem Grunde, weil sie durch eine Anzahl exakter entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gestützt sind. Hier handelt es sich nur um Hervorhebung einiger allgemeiner, diesen Versuchen zu Grunde liegender Gedanken.

Das Prinzip, von welchem dabei meist ausgegangen wird, ist das von Naegeli zuerst formulierte. Schon im Jahre 1853 hat dieser Forscher (in seiner Abhandlung „Systematische Übersicht der Erscheinungen im Pflanzenreich“, Freiburg 1853, p. 35 ff.) folgende Sätze aufgestellt: „Ein erstes Gesetz . . . . . lautet, daß eine höhere Art oder Gruppe die Erscheinungen der tieferen wiederholt, aber darüber hinaus zu einer neuen Erscheinung fortschreitet. Dieses erste Gesetz findet seine Erklärung und seinen Ursprung aus einem zweiten, welches mir überhaupt für die Aufeinanderfolge der Gruppen im Pflanzenreiche von der höchsten Bedeutung zu sein scheint. Es heißt: die reproduktive Erscheinung einer Stufe wird auf einer höheren Stufe vegetativ.“ — Eingehender auseinandergesetzt hat Naegeli diese Anschauung 1884 in seiner „Mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre“ (speciell p. 472 ff.), wo er namentlich annahm, daß die ungeschlechtliche Generation der Pteridophyten entstanden sei durch Verzweigung eines dem der Moose ähnlichen Sporophyten, es bildete sich ein ährenförmiger Sporangienstand, bei dem das terminale Sporangium schwindet, die seitlichen sich „durch Anpassung“ blattartig ausbilden.

Daß dem Naegeli'schen „Gesetz“ — ganz abgesehen von der zuletzt erwähnten Hypothese — eine große Bedeutung zukommt, ist zweifellos. Im allgemeinen Teile dieses Buches wurde am Beispiele der Koloniebildung z. B. bei den Myxomyceten gezeigt, wie eine „höhere“ Ausbildung des Vegetationskörpers zustande kommt durch Verlegung der Fortpflanzung in ein späteres Entwicklungsstadium, was im wesentlichen dasselbe bedeutet wie das Naegeli'sche Gesetz. Wir sehen ferner, daß die Sporogonien der Bryophyten sich anordnen lassen in eine Reihe, welche beginnt mit Formen, die alle Zellen (bei Riccia mit Ausnahme einer peripherischen Schicht) zur Sporenbildung verwenden, und endigt mit solchen, bei denen die Mehrzahl der Sporogonienzellen steril geworden sind. Auch in den Sporangien der Pteridophyten tritt eine solche Sterilisierung auf [die Trabeculae bei Isoëtes[1], das Mehrfächerigwerden der Psilotum-Sporangien, auch die „Synangien“ von Marattia etc. werden von Bower so aufgefaßt. Wir sahen ferner, daß bei den Sprossen ein Sterilwerden solcher, die ursprünglich Blüten resp. Inflorescenzen trugen, eine weitverbreitete Erscheinung ist. Die Frage ist nur, wie weit uns die vorliegenden Thatsachen gestatten, dies Prinzip auszudehnen.

Sehen wir zunächst einen speciellen Fall an. Bei Besprechung der Sporophylle wurde auf die eigenartige Stellung der Sporophylle der Ophio-

[1]) So schon früher von mir aufgefaßt (Bot. Zeit., 1880, p. 565 ff.).

glosseen hingewiesen, die aus der Oberseite von Laubblättern entspringen. Das ganze Sporophyll wird nun von manchen Autoren als einem Sporangium von Lycopodium gleichwertig betrachtet[1]). Diese Sporangien entspringen aus den Blattachseln; denken wir uns ein solches Sporangium bedeutend vergrößert, so wird eine größere Anzahl steriler Zellen zur Ernährung der Sporen notwendig sein. Wir können uns denken, daß ähnlich wie bei Anthoceros oder Sphagnum das Archespor kuppelförmig (Fig. 518 *II*) die sterile innere Masse umgiebt, daß weiterhin wie bei den Laubmoosen auch der obere Teil des Archespors sterilisiert wird (Fig. 518 *III*). Auf dem Querschnitt Fig. 518 *IV* zeigt sich, daß das Archespor nicht mehr ringsherum geht, sondern nur noch an zwei Stellen, rechts und links sich findet. Wird es nun durch fernere Sterilisierung der Länge nach in einzelne Abschnitte zerlegt (Fig. 518 *V*), so können daraus die Sporangien von Ophioglossum hervorgehen, wenn sie sich hervorwölben, die von Botrychium (Fig. 518 *VII*) [2]). Werden auch diese Sporangien teilweise sterilisiert, so bildet sich ein seitlicher, an der Spitze steriler Sporangienträger, wie bei Helminthostachys (Fig. 518 *VIII*), eventuell durch vollständige Sterilisierung ein steriles Blättchen. Es wurde oben, bei Besprechung der Mikrosporangien von Juniperus darauf hingewiesen, daß wir dort den Übergang eines Sporangiums in ein sporangientragendes Blatt „bei umgekehrter Lesung" beobachten können. Die Sporangien wären dann das Primäre, die „Verlaubung" derselben das Sekundäre. Daß ein solcher Vorgang möglich ist, ist nicht in

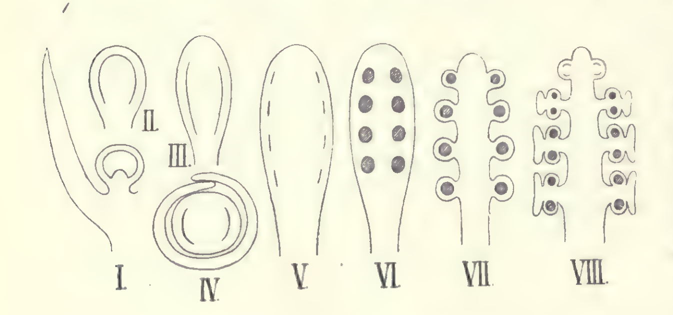


Fig. 518. Schema für die Umbildung eines Sporangiums (etwa von Lycopodium) in ein Sporophyll, entsprechend dem von Helminthostachys (*VIII*). *IV* entspricht einem Querschnitt durch ein Ophioglossum-Sporophyll mit umhüllendem sterilem Blattteil.

Abrede zu stellen. Aber die thatsächlichen Anhaltspunkte dafür reichen meines Erachtens zu einer festen Begründung nicht aus. Nach dem jetzigen Stande unseres Wissens sind weittragende phylogenetische Konstruktionen, die sich auf Vorgänge beziehen, welche in den frühesten Erdperioden, deren Vegetation uns deutlich erkennbare Reste hinterlassen hat, z. B. der Steinkohlenzeit, schon längst vorüber waren, gewiß anregend, zumal sie teilweise mit bewunderungswürdigem Scharfsinne begründet sind. Aber es giebt zahllose Probleme, die mehr Aussicht auf eine sichere Lösung bieten, als diese; es kann in dieser Beziehung auf das bei Besprechung der Sporophylle Gesagte verwiesen werden.

---

[1]) Es ist nie zu vergessen, daß das Herausgreifen eines einzelnen Organes ohne Berücksichtigung der anderen vielfach zu nicht haltbaren Schlüssen führen muß. Die Ophioglosseen sind nach dem Bau und der Entwicklung ihrer Blätter, Sproßachsen, Wurzeln und Sporangien unzweifelhafte Farne, man wird sie also zunächst mit diesen, nicht mit den Lycopodinen zu vergleichen haben.

[2]) Diese Figur entspricht etwa der Sporangienähre von B. simplex. Bei den meisten Botrychien ist der Sporangienstand verzweigt, man müßte dann jeden Ast aus einer Teilung resp. Verzweigung eines der randständigen Sporangien ableiten.

§ 5. Aposporie.

Hier ist noch der merkwürdigen Erscheinung zu gedenken, welche in der Unterdrückung der Sporenbildung sich äußert und als „Aposporie" bezeichnet wird. Sie bildet gewissermaßen das Gegenstück zu der früher (p. 430) kurz erwähnten Apogamie der Prothallien und tritt in zwei verschiedenen Formen auf. Bei der einen handelt es sich um einen Ersatz der Sporangien durch eine vegetative Fortpflanzung des Sporophyten, die Geschlechtsgeneration wird sozusagen ganz ausgeschaltet; bei der anderen wird diese gebildet, aber nicht mehr von den Sporen, sondern von der ungeschlechtlichen Generation ohne Vermittlung der Sporen.

a) Dieser Fall ist bis jetzt nur von Isoëtes bekannt, auch hier nur von einem einzigen Standorte, dem Longemer-See in den Vogesen, es ist aber sehr wahrscheinlich, daß er auch anderwärts sich findet. Nachdem ich [1]) auf denselben hingewiesen hatte, hat Mer [2]) ihn ausführlicher beschrieben. Uns interessiert die Erscheinung hier deshalb, weil wahrscheinlich hier eine direkte Einwirkung äußerer Faktoren in Betracht kommt, wie ich schon a. a. O. hervorhob (p. 4). Die Thatsachen sind kurz folgende. Man findet Isoëtespflanzen, die weder Makro- noch Mikrosporangien tragen, sondern an deren Stelle junge Pflanzen auf den Blättern hervorbringen. Bei anderen findet man sowohl Sporangien als Sprosse. In Fig. 415 ist ein Fall abgebildet, in welchem ein Blatt unten ein rudimentäres Sporangium, oben einen Sproß trägt [3]); es finden sich also Mittelstufen zwischen der vollständigen Unterdrückung der Sporangien (mit Ersatz derselben durch Sproßbildung) und der normalen Ausbildung. Daß die erstere eintreten wird unter Bedingungen, welche für die Sporangienbildung ungünstige sind (sei es nun mangelhafte Beleuchtung oder Bodenbeschaffenheit), ist sehr wahrscheinlich, kann aber exakt nur nachgewiesen werden durch Kulturversuche, die bloße Beobachtung der Standortsverhältnisse genügt nicht. Ich habe den Fall früher schon mit der Brutknospenbildung von Lycopodium Selago in Vergleich gebracht (s. betreffs derselben p. 649 ff.). Auch bei der letzteren ist charakteristisch, daß sie erfolgt in der Region des Sprosses, wo die Sporangienbildung unterdrückt ist. Die Bedingungen dafür sind bei dieser Pflanze zunächst durch die (wahrscheinlich auch erst durch äußere Faktoren induzierte) Periodicität gegeben, bei Isoëtes wahrscheinlich direkt durch die Standortsverhältnisse. Darin liegt das allgemeine Interesse, das sich daran knüpft, abgesehen von der morphologisch merkwürdigen Thatsache, daß hier reichliche Sproßbildung eintritt bei einer sonst gewöhnlich unverzweigt bleibenden Pflanze.

b) Druery hat zuerst gefunden, daß bei einer Form von Athyrium filix femina („clarissima") eine Hemmung der Sporenbildung und Entwicklung von Prothallien aus den Sporangien ohne Vermittlung von Sporen eintrat. Eingehender untersucht wurde die Erscheinung von Bower [4]), von welchem auch die Bezeichnung „Aposporie" stammt. Er fand, daß die Hemmung der Sporangienentwicklung auf verschiedenen

---

[1]) Goebel, Über Sproßbildung auf Isoëtesblättern. Bot. Zeitung, 1879, p. 1 ff.

[2]) Mer, De l'influence exercée par le milieu sur la forme, la structure et le mode de reproduction de l'Isoëtes lacustris. Comptes rendus de l'Academie des sciences, T. XCII, 1881.

[3]) Es sei dabei bemerkt, daß auch sonst bei normalen Pflanzen an Blättern mit gehemmter Sporangienbildung das Sporangium oft nur den oberen Teil des Blattgrundes einnimmt.

[4]) On apospory and allied phenomena. Transactions of the Linnean Society London, July 1889.

Stufen eintreten kann, und eine apospore Weiterentwicklung der Sporangien (aus denen Prothallien auswachsen) um so vollständiger eintritt, je früher diese Hemmung erfolgt; bei den Sporangien, welche in ihrer „normalen“ Entwicklung am weitesten fortgeschritten sind, erfolgt keine Weiterentwicklung oder nur am Stiele, dabei ist von besonderem Interesse, daß das Archespor (im gewöhnlichen Sinne, d. h. die tetraedrische Zelle, aus der Tapetenzellen und sporogener Zellkomplex hervorgehen) an der vegetativen Weiterentwicklung keinen Anteil nimmt; wir dürfen dies mit als ein Anzeichen dafür ansehen, daß es von den übrigen Zellen der Sporangienanlage sich unterscheidet, ähnlich wie wir sahen, daß eine vegetative Weiterentwicklung eintreten kann an den Wandschichten des Antheridiums oder der Archegonien, nicht aber an den Spermatozoidmutterzellen etc. (p. 401, 491). Die Prothallien, welche aus diesen Sporangien hervorgehen, produzieren normale Sexualorgane. Bei Polystichum angulare var. pulcherrimum geht die Aposporie noch weiter. Wir finden hier Prothallien entspringen aus den „gehemmten“ Sporangien, von der Basis des Sorus, von der Oberfläche der Blattfiedern oder von der Blattspitze. Die Sporangienbildung ist dann also ganz ausgeschaltet. Ebenso ist es bei Scolopendrium vulgare var. crispum Drummondiae; bei Lastraea pseudomas var. cristata fand DRUERY [1]), daß schon an Keimpflanzen die Blattspitzen in Prothallien auswachsen, er beschreibt Keimpflanzen, bei welchen die Primärblätter bestanden aus aufrechten, an Stielen (die wohl Blattstielen entsprachen) stehenden Prothallien. Die Ursachen dieser merkwürdigen Erscheinungen sind uns unbekannt, wir wissen nur, daß sie mit Kultureinflüssen nichts zu thun haben. Theoretische Betrachtungen lassen sich in Menge daran knüpfen. Aber sie würden uns keine weitere Einsicht verschaffen. Man könnte die Pteridophyten z. B. ableiten von einer Pflanze, die keinen „Generationswechsel“ besaß, sondern etwa die Gestalt eines Prothalliums von Lycopodium inundatum; die Lappen trugen teils Geschlechtsorgane, teils Sporen, später trennte sich die Entwicklung in einen gametophytischen und sporophytischen Abschnitt, die aber ursprünglich gleich gestaltet waren; der Gametophyt erfuhr eine Rückbildung, der Sporophyt eine Progression. Das ließe sich weiter ausspinnen, aber es ist eine Phantasie, die uns nicht weiterhilft. Wohl aber sehen wir, daß anscheinend auch ohne die „Reduktion der Chromosomen“ auf die Hälfte, wie sie bei der Teilung der Sporenmutterzellen eintritt, die Zellen der Sporophyten die Ge-

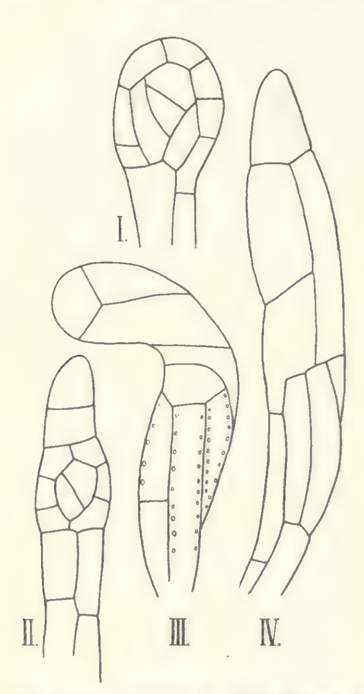


Fig. 519. Athyrium filix femina f. clarissima. Abnorme Sporangien teils im optischen Durchschnitt (*I, II*), teils in Außenansicht (*III, IV*).

[1]) Notes upon apospory in a form of Scolopendrium vulgare var. crispum, and a new aposporous Athyrium, also an additional phase of aposporous development in Lastraea pseudomas var. cristata. Linnean Society Journal, Botany, Vol. XXX.

schlechtsgeneration liefern können. Übrigens kann die Aposporie auch mit Apogamie kombiniert auftreten[1]). Gerade die Übergänge, die von dem normalen Verhalten zur Aposporie führen, scheinen mir dafür zu sprechen, daß die letztere kein ursprüngliches, sondern ein abgeleitetes Verhalten darstellt, bei dem zwei Faktoren in Betracht kommen: Hemmung der Sporangienbildung und Einleitung einer neuen (zur Prothallienbildung führenden) vegetativen Entwicklung. Günstige Objekte für experimentelle Untersuchung dürften die Hymenophylleen darstellen mit ihrer „basipetalen" Sorusentwicklung. Daß gerade vielfach bei Farnformen, deren Blattgestaltung vom normalen Typus abweicht, Aposporie gefunden worden ist, zeigt uns, daß die Ausbildung der Organe in einem für uns noch ganz geheimnisvollen Zusammenhang steht. Eine leichte Änderung in der ganzen Konstellation kann eine Störung an einer anderen Stelle bewirken; wir haben es eben mit einem System von Zusammenhängen zu thun, „wo ein Tritt tausend Fäden regt". Einen Einblick in diesen Zusammenhang werden wir nur auf experimentellem Wege gewinnen können. In dieser Beziehung ist eine Angabe von ATKINSON[2]) von Interesse, welcher bei Wiederholung meiner oben erwähnten Vergrünungsversuche von Onoclea (vgl. p. 657) bei Onoclea sensibilis an künstlich vergrünten Sporophyllen Aposporie fand. Hier ist der Eingriff ein von außen kommender, wir kennen aber bis jetzt nur den äußeren Anstoß, der dabei erfolgt, nicht die Verkettung, die 1) eine Störung der Sporangienentwicklung (die auch bei O. Struthiopteris unter den angegebenen Verhältnissen eintritt), 2) die Prothallienentwicklung bedingt. Das Eindringen in diese Zusammenhänge, nicht die Aufstellung phylogenetischer Traumbilder wird die Aufgabe der Zukunft sein.

§ 6. Mikrosporangien der Samenpflanzen.

a) Mikrosporangien der Gymnospermen.

Dem Bau der Sporangien der Pteridophyten schließen sich die Mikrosporangien der Gymnospermen, wie schon oben erwähnt, dadurch enge an, daß auch bei ihnen die äußerste Schicht der Sporangienwand charakteristische, den Öffnungsmechanismus bedingende Verdickungen zeigt, wenigstens war dies bei allen von mir untersuchten Cycadeen, Coniferen und Gnetaceen der Fall. Auch die Entwicklung[3]) der Mikrosporangien stimmt so sehr mit der Sporangienentwicklung der Pteridophyten überein, daß es nicht notwendig erscheint, auf sie näher einzugehen, auf die Zahl und Anordnungsverhältnisse wurde schon bei Besprechung der Sporophylle hingewiesen. Hier sei nur erwähnt, daß wir bei der Anordnung der Mikrosporangien, namentlich wenn deren wenig in einem Sorus sind (Fig. 467), deutlich wahrnehmen können, daß sie sich gleichmäßig in den

---

[1]) Vgl. das von BOWER (On some normal and abnormal developments of the oophyte in Trichomanes) bei Trichomanes alatum beschriebene Verhalten (Annals of botany, Vol. I, Febr. 1888).

[2]) Mir nur bekannt aus dem Referat in Bot. Jahresbericht, 24. Jahrg., 1896, p. 433.

[3]) Vgl. betreffs der Cycadeen: WARMING, Bidrag til Cycadernes naturhistorie, Afdryk af Overs. over d. K. D. Vidensk. Selsk. Forhandl., 1879; TREUB, Recherches sur les Cycadées, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. II; LANG, Studies in the development and morphology of Cycadean sporangia, Annals of botany, Vol. XI, 1897; betreffs der Coniferen: STRASBURGER, Die Coniferen und Gnetaceen; GOEBEL, Beitr. zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Sporangien, Bot. Zeitung, 1881, p. 701 ff.

Raum teilen — also z. B. wenn es drei sind, sie um 120° voneinander abstehen, daß sie ferner ausgeprägt dorsiventralen Bau zeigen und dementsprechend mit einer (vom Staubblatt aus gerechnet) nach unten liegenden Längsspalte sich öffnen.

Bei den Coniferen kommen teils Längs-, teils Querspalten vor (letzteres z. B. bei Abies). Vermutlich steht die Verschiedenheit der Öffnungsweise auch hier mit der Gestalt und Lage der Sporangien in Beziehung; langgestreckte, annähernd wurstförmige Sporangien, wie die von Pinus, werden sich am besten längs öffnen, die von Abies sind mehr kugelig gestaltet. Bei einem mehr kugeligen Sporangium ist an sich die Öffnungsrichtung gleichgiltig, doch ist sie auch bei den dieser Gestalt sich nähernden Sporangien durch die Stellung der Sporangien beeinflußt: bei Juniperus und anderen Cupressineen erfolgt die Öffnung auf der dem Sporophyll abgekehrten Seite des Sporangiums, eine Einrichtung, auf deren „Zweckmäßigkeit" hinzuweisen nicht nötig ist, zumal schon bei den Pteridophyten auf den Zusammenhang zwischen Lage und Öffnungsweise der Sporangien hingewiesen wurde.

b) Mikrosporangien der Angiospermen.

Von denen der Gymnospermen unterscheiden sich die Mikrosporangien der Angiospermen dadurch, daß bei ihnen die „aktiven" Zellen, wo überhaupt solche vorhanden sind, stets hypodermal sind. Selbst wo im fertigen Zustand die aktiven Zellen scheinbar die äußerste Lage bilden (z. B. bei Casuarina), zeigt doch die Entwicklungsgeschichte, daß über ihnen eine Epidermis vorhanden war, deren Zellen aber bald sehr unscheinbar werden und bei Untersuchung fertiger Antheren leicht übersehen werden können. In manchen Fällen unterbleibt die Ausbildung aktiver Zellen ganz (z. B. bei dem Parasiten Pilostyles Ulei, ferner bei den Ericaceen) oder teilweise (so bei manchen mit Klappen aufspringenden Mikrosporangien, wo die aktiven Zellen nur an den Klappen vorkommen wie bei Berberis u. a.[1]).

Es ist zwar durchaus nicht ausgeschlossen, daß auch die Epidermis der Mikrosporangien bei den Angiospermen eine charakteristische Ausbildung erhält, allein niemals sehen wir, soweit meine Erfahrungen reichen, daß in ihr die eigentümliche Ausbildung der Zellwand, speciell die Verdickungen der letzteren auftreten, welche charakteristisch sind für die Zellen, die man eben wegen ihrer Lage unter der Epidermis mit Recht als „Endothecium" bezeichnet hat (dessen Bildung übrigens oft auf das Konnektiv übergreift). Fig. 520 giebt eine Erläuterung der bei Ericaceen sich findenden Verhältnisse (welche genauerer Untersuchung bedürfen). Die Epidermiszellen der Mikrosporangien sind hier groß und besitzen einen, wie es scheint, schleimigen Inhalt. An der Stelle, wo die Öffnung später eintritt, sind sie viel kleiner, wahrscheinlich erfolgt die meist schon in der Blütenknospe stattfindende Öffnung durch Schrumpfung dieser Zellen. Irgendwelche Wandverdickungen im Endothecium sind nicht vorhanden. Es ist also ein offenbar wichtiger systematischer Charakter der Angiospermen, daß ihr Mikrosporangium, wenn „aktive" Zellen vorhanden sind, diese als Endothecium ausbilden, während die Pteridophyten und Gymnospermen alle ein Exothecium haben[2]). Was die Lage der Öffnungsstelle bei

[1]) Vgl. darüber unter anderem das Werk CHATIN's, De l'anthère. Paris, 1870.

[2]) Ob es von diesem Satz keine Ausnahmen giebt, muß durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.

den Angiospermen anbelangt, so kommen hier bekanntlich viele Variationen vor. Die Bedeutung derselben hängt speciell bei den durch Tiere bestäubten Blüten mit der Bestäubungsbiologie enge zusammen und muß deshalb hier unerörtert bleiben.

Auf die Ausbildung der Mikrosporen hier einzugehen, verbietet der Raum. Es sei also nur kurz hingewiesen auf die, in allen Lehrbüchern erörterte Verschiedenheit des Pollens bei windblütigen und insektenblütigen Pflanzen, auf die merkwürdigen fadenförmigen Pollen von Zostera und Halophila, auf die Pollentetraden und Pollinarien, wie sie in verschiedenen Verwandtschaftskreisen vorkommen. Von Interesse für die vergleichende Betrachtung ist, daß bei der Bildung der Pollinarien z. B. bei den Asclepiadeen die sonst regelmäßig eintretende Vierteilung der Pollenmutterzellen nicht mehr vollzogen wird [1]), Analoges wird bei der Makrosporenbildnng einiger Angiospermen zu erwähnen sein.

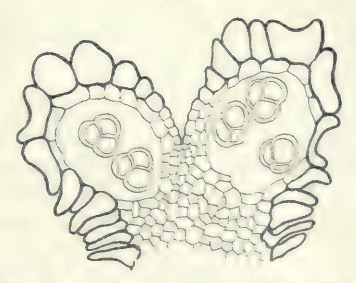


Fig. 520. Erica carnea. Hälfte eines Antherenquerschnittes. Vergr. Ein „Endothecium" ist (obwohl die Pollentetraden schon ausgebildet sind) nicht vorhanden.

Die Geschlechtsgeneration — der Gametophyt — ist bei den Samenpflanzen bekanntlich so wenig selbständig, daß es berechtigt erscheint, sie zusammen mit der ungeschlechtlichen zu besprechen. Es sei demgemäß die Schilderung der Mikrosporenkeimung hier angeschlossen.

Die Entwicklung der Mikrosporen bei der Keimung ist namentlich durch die Untersuchungen von Strasburger, Belajeff, Ikeno, Hirasé und Webber aufgeklärt worden, sie zeigt uns insofern eine Parallelbildung mit der der Makrosporen, als wir in beiden Fällen sehen, wie die vegetative Entwicklung immer mehr verkürzt wird.

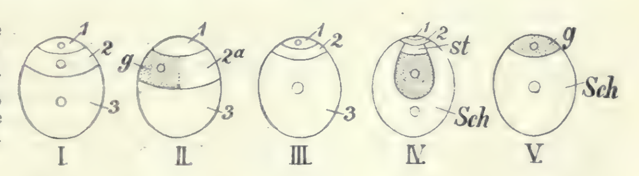


Fig. 521. Schema für die Mikrosporenkeimung von Cycadeen (*I* u. *II*) und Coniferen *III*—*V*. *g* generative, *Sch* Schlauchzelle, *st* sterile Schwesterzelle des Antheridiums.

In allen Fällen sehen wir bei der Sporenkeimung mindestens zwei Zellen auftreten, von denen die eine bei der Befruchtung beteiligt ist, sie mag als die generative Zelle bezeichnet werden, die andere den Pollenschlauch zu bilden hat, sie heiße die Schlauchzelle.

Bei den Cycadeen [2]) zerfällt die Mikrospore durch wiederholte Zweiteilung in drei Zellen, *1*, *2*, *3* Fig. 521; *2* teilt sich noch einmal der Länge nach (ohne daß es zur Ausbildung einer Wand käme), und die in Fig. 521 punktierte Zelle ist die generative, welche zwei große Spermatozoiden

---

[1]) In einer während des Drucks erschienenen Abhandlung hat Strasburger gezeigt, daß auch bei den Asklepiadeen die Vierteilung der Pollenmutterzellen eintritt.

[2]) Vgl. S. Ikeno, Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta, Jahrb. für wissensch. Botanik, 32. Bd., 1898, daselbst weitere Litteratur.

bildet. Ganz ähnlich verhält sich Ginkgo[1]). Die große Zelle *3* ist die Schlauchzelle, es ist bei Cycadeen und Ginkgo bemerkenswert, daß sie einen seitlichen Auswuchs in das Nucellargewebe hinein bildet, den wir wohl als ein Haustorium betrachten dürfen[2]) (wie es auch bei den Makrosporen so häufig vorkommt), welches Material für die Bildung der beiden großen Spermatozoen herbeizuschaffen hat. Ich sehe keinen zwingenden Grund, die Schlauchzelle als das Analogon einer Antheridienwand zu betrachten, sie scheint nur eine zu einem ganz bestimmten Zweck angepaßte Prothalliumzelle zu sein, und die generative Zelle entspricht einem eingesenkten wandlosen Antheridium (wie es bei Salvinia z. B. sich findet vgl. Fig. 261), dessen Schwesterzelle keine Rolle mehr spielt[3]).

Bei den Coniferen seien nur zwei Fälle genannt. Fig. 521 *III1* u. *IV* schematisiert das Verhalten der Mikrosporen bei den Abietineen. Es bilden sich hier zunächst drei Zellen, von denen *1* und *2* wieder zu Grunde gehen, die Zelle *3* teilt sich durch eine Wand, die nicht quer verläuft, sondern kuppelförmig gewölbt ist, in eine innere Zelle und eine äußere, letztere ist die Schlauchzelle; erstere teilt sich weiter in die generative und in eine vegetative, die als Stielzelle bezeichnet wurde, ein Name, der besser vermieden würde. Denn ein eingesenktes Antheridium kann doch keinen Stiel haben; sie entspricht offenbar der bei den Cycadeen seitlich liegenden Zelle *2a*, die man ebensowenig als Stielzelle bezeichnen kann. Die generative Zelle teilt sich dann später in die (hier nur passiv beweglichen) Befruchtungszellen. Bei den Cupressineen und Gnetaceen unterbleibt die Bildung der Zellen *1* und *2*, wir finden also nur die generative Zelle, die mit *st* bezeichnete sterile Zelle und die Schlauchzelle, und ebenso ist es mit etwas weiterer Vereinfachung bei den Angiospermen, bei denen eine feste Scheidewand zwischen generativer Zelle und Schlauchzelle und die Zelle *st* nicht mehr ausgebildet wird[4]), die erstere sich von der Mikrosporenwand bald ablöst.

§ 7. Makrosporangien der Samenpflanzen.

Einleitung. Daß wir bei den Samenpflanzen die Makrosporangien in den Samenanlagen zu suchen haben, ist eine seit HOFMEISTER's bahnbrechenden Untersuchungen unbestrittene Thatsache.

Ein eingehender Vergleich der Makrosporangien der Samenpflanzen mit den Sporangien der Pteridophyten ist indes erst möglich, wenn die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse besprochen werden, hier ist zunächst die gröbere Gestaltung der Samenanlagen zu besprechen.

Bekanntlich unterscheidet man an ihnen meist einen Stiel (Funiculus), das oder die Integumente und den von den Integumenten umschlossenen Nucellus. Daß letzterer einem Makrosporangium entspricht, ist zweifellos[5]), dagegen sind die Ansichten über die morphologische Bedeutung

---

[1]) HIRASÉ, Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. Journal of the College of science, Tokyo, Vol. XII, 1898.

[2]) Mit der Bildung dieses seitlichen Auswuchses der gekeimten Mikrospore dürfte auch die seitliche Lage der generativen Zelle zusammenhängen. Bei den Coniferen, wo der Schlauch in der Längsachse der Mikrospore auswächst, liegt auch die generative Zelle median.

[3]) Sie wäre etwa zu vergleichen der in Fig. 265 *II* mit *6* bezeichneten Zelle in den Mikrosporen von Marsilia, was natürlich keinerlei phylogenetische Vergleichung sein soll.

[4]) Auch bei Ephedra helvetica kommen diese nach JACCARD nicht zur Ausbildung.

[5]) Erwähnenswert ist auch, daß der Nucellus abnormerweise als Mikrosporangium ausgebildet sein kann. Einen solchen Fall beobachtete ich bei Begonia (GOEBEL, Beitr. zur Kenntnis gefüllter Blüten, Jahrb. für wissensch. Botanik, 16. Bd., p. 246, Fig. 48 u. 49). Daselbst weitere Litteratur.

der Integumente geteilt. In funktioneller Bedeutung kommt zunächst folgendes in Betracht. Abgesehen davon, daß die Integumente schon der Samenanlage als schützende Hülle dienen, liefern sie später die Samenschale. Wo, wie bei den Sympetalen, die Samenanlage aus einem dünnen Nucellus und einem dicken Integument besteht, hat letzteres beim Heranwachsen des Embryosackes diesem als Nährmaterial zu dienen (vgl. Samenentwickelung), die Mikropyle endlich hat bei allen „porogamen" Pflanzen offenbar eine Bedeutung als Leitung für die Pollenschläuche, bei der Keimung der Samen findet hier die Wasseraufnahme am raschesten statt.

Bei einer Anzahl von Dikotylen kommt der Mikropyle die ersterwähnte Fuuktion nicht zu. Nennen wir die, welche das gewöhnliche Verhalten zeigen „porogame", so lassen sich die anderen als „aporogame" bezeichnen. Bei Cynomorium [1]) coccineum verwächst die Mikropyle sehr bald, es findet sich also kein offener Kanal mehr, und ebenso verhält sich die im System isoliert stehende Gattung Gunnera [2]), sowie die Cannabineen [3]) und Alchemilla arvensis [4]). Offenbar also ist dies Verhalten bei verschiedener Dikotylen unabhängig aufgetreten. Bei Cynomorium dringen die Pollenschläuche an der Spitze der Samenanlage ein („acrogam" nach PIROTTA und LONGO). Gunnera reift die Samen höchst wahrscheinlich parthenogenetisch, Pollenschläuche sind hier nicht nachgewiesen, bei Alchemilla dringen sie, zwischen den Zellen hindurchwachsend, von der Chalazaregion bis zum Eiapparat vor („basigam"), was auch bei Casuarina [5]), den Corylaceen und Juglandeen (trotz des Vorhandenseins einer Mikropyle) sich findet. Es sind das offenbar Variationen, die für die systematische Gliederung des Pflanzenreiches nicht von Bedeutung sind, von denen aber zu erklären bleibt, warum sie gerade bei Pflanzen mit sehr einfach ausgestatteten Blüten besonders häufig auftreten (die Fagaceen haben „porogame" Befruchtung; wie sich wohl Formen wie Sagina u. a. verhalten mögen?). Eine Mittelstellung nehmen die Samenanlagen ein, bei denen die Pollenschläuche zum Teil durch das Gewebe der Samenanlagen hindurchwachsen. So bei Ulmaceen [6]) und Cannabineen; es ist wohl anzunehmen, daß bei allen diesen Pflanzen besondere, auf dem Bau der Zellen oder den Ernährungsbedingungen der Pollenschläuche beruhende Gründe vorliegen, welche die letzteren dazu veranlassen, den bezeichneten Weg zu nehmen.

In morphologischer Beziehung sind für die Auffassung der Integumentbildung zunächst zwei Möglichkeiten vorhanden: wir können sie den Pteridophyten gegenüber als eine Neubildung betrachten, die dort kein Analogon findet, oder wir schließen sie den Indusienbildungen der letzteren an. Die Makrosporangien von Azolla (Fig. 448—450), welche von einem als Ringwall angelegten Indusium umwachsen werden,

[1]) PIROTTA e LONGO, Osservazioni e ricerche sulle Cynomoriacee. Annuario del R. Istituto botanico di Roma, 1900, Anno IX, Fasc. 2.

[2]) SCHNEGG, Beiträge zur Kenntnis von Gunnera. (Erscheint in Flora, 1902.)

[3]) ZINGER, Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Inflorescenzen bei Cannabineen. Flora, 85. Bd., Jahrg. 1898, p. 189 ff.

[4]) MURBECK, Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchemilla arvensis (L.) SCOP. und das Wesen der Chalazogamie, Lund's Universitets Arskrift, 36. Bd., Afd. 2, No. 9, 1901.

[5]) Hier wurde von TREUB die „Chalazogamie" zuerst aufgefunden. Litteratur bei MURBECK a. a. O.

[6]) NAWASCHIN, Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Nachrichten der Kaiserl. Akad. der Wissensch. in St. Petersburg, 1897. Der Pollenschlauch dringt hier aus dem Gewebe des Funiculus durch die Integumente zur Nucellarspitze vor.

würden dann als Analogon dienen können. Für die letztere Auffassung erscheint es dann als das Natürlichste, nur den Nucellus als Makrosporangium zu betrachten, den Funiculus aber als einen Teil des Sporophylls, an welchem das Makrosporangium als terminale Neubildung entsteht, ähnlich wie ein Azolla-Makrosporangium an dem zur Placenta umgebildeten Blattzipfelende. Diese, hauptsächlich von WARMING begründete Anschauung würde sich auch in Übereinstimmung befinden mit einer neuerdings von SCOTT [1]) beschriebenen merkwürdigen Bildung bei einer fossilen Lycopodiacee. Die Sporophylle von „Lepidocarpon" tragen auf ihrer Basis je ein Makrosporangium (in welchem von vier angelegten Sporen nur eine zur Entwicklung gelangt). Die Sporangien sind aber umwallt von einem dicken Integument, welches von dem Sporophyll ausgeht (auch die Mikrosporangien haben ein ähnliches Integument). Es ist also ein immerhin nicht unberechtigter Analogieschluß, wenn man annimmt, daß auch bei den Samenpflanzen die Integumentbildung vom Sporophyll ausging, womit dann auch die in abnormen Fällen eintretenden Vergrünungserscheinungen übereinstimmen (vgl. p. 156, 157 unten), es sei auch an die bei den Cycadeen unterhalb der Samenanlagen auftretende Wucherung erinnert (*W* Fig. 522), welche sicher dem Fruchtblatt angehört und gewissermaßen als Ansatz zu einem zweiten Integument betrachtet werden könnte, sowie an die oben dargelegte Auffassung, daß auch bei den eusporangiaten Pteridophyten der Stiel der Sporangien durch eine Wucherung des Sporophyllgewebes zustande kommt.

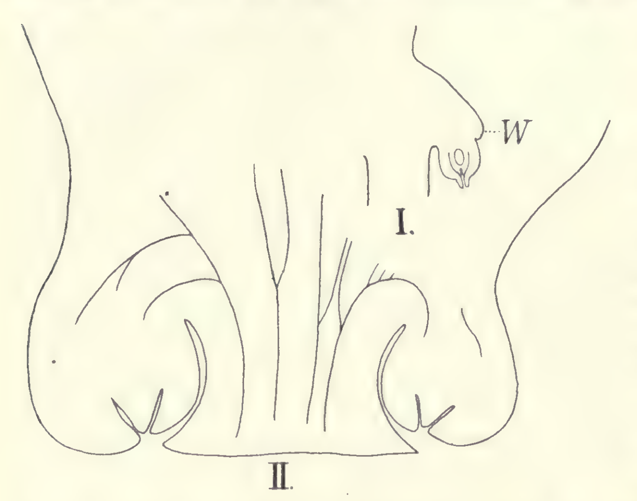


Fig. 522. Ceratozamia robusta. *I* Flächenschnitt durch den basalen Teil eines Fruchtblattes, eine Samenanlage ist der Länge nach durchschnitten, *W* Anschwellung unterhalb des Integuments, welche bei dem jüngeren (stärker vergr.) Stadium *II* noch nicht vorhanden ist.

Auf die Entwicklung der Integumente hier näher einzugehen, ist nicht erforderlich, da sich in den letzten 20 Jahren hierüber keine neuen Gesichtspunkte oder Thatsachen ergeben haben. Es sei also nur kurz folgendes erwähnt.

1) Die Integumente entstehen stets als seitliche Aussprossungen an der Samenanlage, unterhalb des Nucellus, welcher terminal angelegt wird, auch da, wo dies in späteren Stadien wegen der massigen Entwicklung des Integuments scheinbar nicht der Fall ist (wie bei vielen Sympetalen,

[1]) Note on the occurrence of a seed-like fructification in certain palaeozoic Lycopods. Proceedings of the Royal Society, Vol. LXVII, 1900.

deren Samenanlagen ein massiges Integument und einen dünnen Nucellus haben).

2) Bei geradläufigen [atropen [1])] Samenanlagen entstehen die Integumente als Ringwall, bei anatropen und kampylotropen Samenanlagen ist die Entwicklung des Integuments (wenn nur eines vorhanden ist) auf der dem Funiculus zugekehrten Seite meist gehemmt, resp. es bildet sich nur der zur Mikropyle verwendete Teil des Integuments aus.

3) Wo zwei Integumente entstehen, bildet sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle zuerst das innere, dann das äußere (Ausnahme z. B. bei Euphorbia), bei anatropen Samenanlagen zeigt dann das äußere Integument die eben erwähnte Hemmung (resp. Nichtentwicklung auf der Funikularseite).

4) Bei kleinen Samenanlagen gehen die Integumente aus der äußersten Zellschicht hervor, bei massigerem Aufbau der Integumente beteiligen sich auch tiefere Zellenlagen.

5) Die Zahl der Integumente ist im allgemeinen innerhalb eines größeren Verwandtschaftskreises eine konstante [zwei bei den meisten Monokotylen und choripetalen Dikotylen [2]), ferner bei Primulaceen, Ericaceen, eines bei den meisten sympetalen Dikotylen, den Cupressineen, Abietineen u. a.]. Doch kommen schon innerhalb einzelner Familien Schwankungen vor, die sich wohl zum Teil bei genauerer Untersuchung als abgeleitete werden erkennen lassen. So hat z. B. Aconitum an seinen Samenanlagen zwei Integumente, das nahe verwandte Delphinium nur eines. Untersucht man aber Samenanlagen mittlerer Entwicklung [3]), so sieht man deutlich an der Spitze des Integuments dasselbe doppelt, namentlich bei Betrachtung ganzer Samenanlagen tritt dies hervor. Man kann das Integument hier also als aus zweien „verwachsen" betrachten, die Erscheinung ist eine ähnliche, wie bei der Entstehung einer sympetalen Korolle. Bei dem Verwandtschaftskreis der Ranunculaceen könnte man auf Grund der oben angeführten Thatsachen vermuten, daß die mit zwei Integumenten versehenen Samenanlagen einen primitiveren Typus vorstellen, von welchem die mit einem Integument versehenen abzuleiten sind. Ähnliches kommt auch in anderen Verwandtschaftskreisen vor, so bei den Rosaceen. Spiraea [4]) Lindleyana hat zwei getrennte Integumente, bei Sp. Fortunei u. a. hängen sie — mit Ausnahme der Mikropylarregion — zusammen, bei Sp. Aruncus, Ulmaria, Filipendula ist nur eins vorhanden. Auch bei Hippuris betrachtet Van Treghem das Integument als aus Verschmelzung von zweien entstanden, die z. B. bei Myriophyllum voneinander getrennt sind.

Nackte, d. h. nicht mit einem Integument versehene Samenanlagen finden sich sowohl bei Monokotylen als bei Dikotylen. Es fragt sich, ob dies Verhalten ein auf Rückbildung beruhendes oder ein primitives ist, und mit welchen biologischen Verhältnissen es etwa in Beziehung steht. Es seien deshalb einige Beispiele hier angeführt.

---

[1]) Der Ausdruck „orthotrop" sollte für Samenanlagen vermieden werden, da er jetzt bei Sprossen etc. in einem bestimmten Sinne angewandt wird, der auf die meisten atropen Samenanlagen nicht paßt.

[2]) Ein Integument haben z. B. die Umbellifloren und viele Ranunculaceen.

[3]) Benutzt wurde Delp. cashmirianum. Vgl. auch Strasburger, Die Coniferen, p. 415. — Auf Schnitten tritt die Einkerbung des äußeren Integuments oft wenig oder gar nicht hervor, auch da, wo die körperliche Betrachtung die Anlegung eines äußeren Integuments zeigt, das wie gewöhnlich bei anatropen Samenanlagen nur auf der dem Funiculus abgewandten Seite sich bildet.

[4]) Van Tieghem, Structure de quelques ovules. Journal de botanique, 1898, p. 213.

A. Monokotylen. Hier ist zunächst Crinum zu nennen. Daß die Samenanlagen dieser Amaryllidee, die weder ein Parasit noch ein Saprophyt ist, integumentlos sind, wurde früher von mir in Übereinstimmung mit den Angaben von PRILLIEUX und A. BRAUN hervorgehoben [1]). Die Samenanlagen erscheinen hier als wenig ausgegliederte, nicht mit einem Funiculus versehene Hervorwölbungen an der Placenta, sie enthalten nicht selten mehr als einen Embryosack. Diese rudimentäre Ausbildung mag damit im Zusammenhange stehen, daß, wie a. a. O. näher dargelegt wurde, eine Samenschale hier überhaupt nicht angelegt wird [2]). Die Samen sind auf sofortige Keimung eingerichtet und nur durch einige Lagen von Korkzellen geschützt, welche hier vom Endosperm gebildet werden; thatsächlich entwickelt sich das Endosperm hier der Hauptsache nach unabhängig vom Nucellus, es enthält auch Chlorophyll und nimmt gewissermaßen einen Anlauf zu einer vom Makrosporangium unabhängigen Entwicklung.

Die übrigen Amaryllideen haben meist zwei Integumente, A. Belladonna ein einziges. Obwohl wir eine vergleichende Entwicklungsgeschichte der Samen von dieser Familie nicht haben (welche notwendig wäre, um eine sichere Basis für phylogenetische Schlüsse zu haben), scheinen mir doch die bis jetzt vorliegenden Thatsachen mehr für die Annahme einer Rückbildung zu sprechen.

B. Dikotylen. Hier finden wir integumentlose Samenanlagen namentlich bei einigen Parasiten und Saprophyten, aber auch bei anderen Pflanzen.

a) Gentianeen. Während die übrigen Gentianeen Samenanlagen mit einem Integument besitzen, werden die Samenanlagen der saprophytisch lebenden Voyria als nackt beschrieben [3]). Sie finden sich hier im Fruchtknoten in ungemein großer Menge; sie sind langgestreckt, enthalten aber einen normal gebauten und normal (durch „Tetradenteilung“) entstehenden Embryosack. Ich hatte vor Jahren Gelegenheit, in Venezuela (beim Aufstieg auf die Cumbre de San Hilario) Voyria azurea zu sammeln, welche mit ihren blauen Blüten den schattigen Waldboden schmückte, zusammen mit einer Anzahl monokotyler Saprophyten. Nach Untersuchung eines freilich nur spärlichen Materials scheint mir doch eine Andeutung eines Integuments und einer Mikropyle (als seichte, leicht zu übersehende Einsenkung) vorhanden zu sein (Fig. 522 *Mi*). Schon JOHOW hat bemerkt, daß

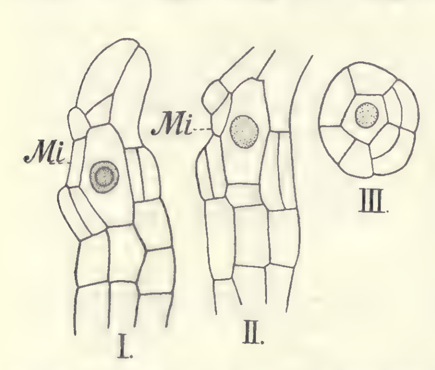


Fig. 523. Voyria azurea. *I* u. *II* Längsschnitte, *III* Querschnitt durch Samenanlagen mittlerer Entwicklung (mit Makrosporenmutterzelle), *Mi* rudimentäre Mikropyle.

[1]) S. I, p. 129 ff. Vergl. ferner die von A. BRAUN im Anhang zu seiner Abhandlung „Über Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne“ (Abh. der Berliner Akademie, 1859) angeführte Litteratur.

[2]) d. h. also die Anlegung eines Integuments kann unterbleiben, weil die ganze Ökonomie des Samens so eingerichtet ist, daß die Samenschale, die ihn sonst während der Ruheperiode schützt, entbehrlich ist.

[3]) JOHOW, Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. Jahrb. für wissensch. Bot., XVI, p. 442 ff.

die Samenanlage (nach der Gestaltung des Embryosackes) eigentlich einer anatropen entspreche. Ich möchte den terminalen Auswuchs der Samenanlagen als dem Integument angehörig betrachten, das hier im übrigen auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium stehen geblieben ist. Der äußerst rudimentäre Nucellus erfährt hier nicht wie sonst bei den anatropen Samenanlagen eine Drehung, aber er entwickelt sich von vornherein so wie ein umgewendeter, um mit der vergleichenden Morphologie zu reden, liegt hier eine „kongenitale" Drehung vor. Ich bin auf diesen Fall kurz eingegangen, weil er mir besonders deutlich für die Annahme einer Reduktion zu sprechen scheint. Wodurch diese bedingt wird, wissen wir nicht, wahrscheinlich ist, daß sie teleologisch, wie früher (p. 458) hervorgehoben, mit der großen Anzahl der Samenanlagen in Beziehung steht, kausal vielleicht mit der saprophytischen, bei anderen parasitischen Lebensweise, wofür aber nicht spricht, daß integumentlose Samenpflanzen auch bei einer ganzen Anzahl „autotropher" Pflanzen vorkommen. Es ist also sehr wohl möglich, daß die Integumentlosigkeit der Samenanlagen mit dem Parasitismus resp. Saprophytismus nichts zu thun, sondern sich eben unter den Pflanzen mit derartigen Samenanlagen gerade eine Anzahl parasitischer Typen erhalten haben.

b) Bei einigen, gewöhnlich zur Familie der Olacineen gerechneten Pflanzen haben Valeton und Van Tieghem[1]) gleichfalls integumentlose Samenanlagen nachgewiesen, so bei Olax, Liriosma, Schoepfia, während andere Angehörige dieser Familie (im alten Sinne) Samenanlagen mit einem oder zwei Integumenten haben. Eine parasitische resp. saprophytische Lebensweise der mit integumentlosen Samenanlagen versehenen Olacineen ist bis jetzt nicht nachgewiesen. Auf die eigentümlichen systematischen Ansichten Van Tieghem's braucht hier nach den oben für Amaryllideen und Gentianeen angeführten Thatsachen nicht näher eingegangen zu werden; erwähnt sei, daß auch (nach brieflicher Mitteilung von F. E. Lloyd) die Samenanlagen der Rubiacee Houstonia (welche autotroph ist) ohne Integument sind.

c) Santalaceen. Hier finden sich z. B. bei Thesium[2]) auf einer freien Centralplacenta drei nackte Samenanlagen, deren jede einem der drei Fruchtblätter gegenübersteht. Eine kleine Einsenkung an der Spitze dieser Samenanlagen kann man wohl, wie bei Voyria, als Rest einer Mikropyle betrachten, es würden dann die Santalaceen die Andeutung eines dicken Integuments besitzen. Daß der Embryosack an seinem basalen Ende ein Haustorium bildet, welches tief in die Placenta eindringt, ist eine Eigentümlichkeit, die gleichfalls bei den Sympetalen weit verbreitet ist, und daß der Embryosack an seiner Spitze (wo die Endospermbildung stattfindet) aus der Samenanlage hervorwächst, findet sich z. B. auch bei Crinum, es hängt dies wahrscheinlich mit der rudimentären Ausbildung der ganzen Samenanlage zusammen. Daß zwischen dieser rudimentären Ausbildung und der Zahl der Samenanlagen hier keine Beziehung besteht, ist klar, von den drei Samenanlagen bildet sich nur eine einzige aus, und die Umhüllung derselben wird von der Fruchtknotenwand gebildet, da eine Samenschale gar nicht vorhanden ist. Immerhin ist charakteristisch, daß solche rudimentäre Samenanlagen sich namentlich bei Parasiten finden, welche

---

[1]) Van Tieghem, Sur les phanérogames à ovules sans mirelle, formant le groupe des Innucellés ou Santalinées, in Bull. Soc. bot. de France, T. XLIII, p. 543. Vergl. auch Engler, in Nachträge zum II.—IV. Teil der Nat. Pflanzenfam., p. 144.

[2]) Vgl. Guignard, Observations sur les Santalacées. Ann. des scienc. nat., Sér. VII, T. II, p. 181 ff. Daselbst weitere Litteratur.

reichliches Endosperm und einen vollständigen Embryo bilden, wenigstens gilt dies auch für

d) die Loranthaceen, auf die hier nur kurz hingewiesen sei[1]). Wir verdanken die Kenntnis derselben den Untersuchungen von TREUB[2]). Bei Loranthus sphaerocarpus erhebt sich am Grunde der Fruchtknotenhöhle eine freie Centralplacenta, die einige sehr rudimentäre, integumentlose Samenknospen hervorbringt und später vollständig mit der Innenfläche des Fruchtknotens verwächst, so daß die Embryosäcke dann scheinbar einem, den Fruchtknoten erfüllenden Gewebe eingebettet sind. Viel weiter geht die Reduktion bei Viscum articulatum und Loranthus pentandrus: es werden hier eine Centralplacenta und — wenn auch noch so rudimentäre — Samenknospen an derselben gar nicht mehr ausgebildet. Viscum articulatum[3]) besitzt einen Fruchtknoten, gebildet aus zwei Fruchtblättern, welche so eng aneinander schließen, daß nur eine enge Spalte zwischen ihnen bleibt. Da, wo diese Spalte aufhört, also am Grunde des Fruchtknotens, gehen aus einigen plasmareichen Zellen, die nebeneinander liegen oder durch Parenchymzellen getrennt sind, mehrere Embryosäcke hervor, von denen aber nur einer zur Weiterentwicklung gelangt. Vergleicht man dies (in ähnlicher Weise bei Loranthus pentandrus vorkommende) Verhalten mit dem von Lor. sphaerocarpus, so werden wir kaum zweifelhaft darüber sein können, daß es durch Reduktion aus jenem entstanden ist. Placenta und Samenknospen sind dann aber nicht „kongenital" mit dem Fruchtknotengewebe verwachsen, sondern eben überhaupt nicht zur Ausbildung gekommen, wie die Pollenmutterzellen von Cyclanthera (vgl. p. 717) sich nicht in besonders ausgestalteten Pollensäcken, sondern in einer ringförmigen Anschwellung der Blütenachse differenzieren, so auch die Embryosackmutterzellen der genannten Loranthaceen nicht in Samenknospen, sondern im Blütengewebe unterhalb des Fruchtknotens. Es unterbleibt also die Ausgliederung der Makrosporangien hier vollständig, nur die Makrosporen kommen zur Entwicklung, zeigen aber, ebenso wie bei den Santalaceen, häufig eigenartige Wachstumserscheinungen, welche mit der Ernährung derselben in innigster Beziehung stehen, die eine andere sein wird, als die in besser ausgestatteten Samenanlagen. Auch andere, unten anzuführende Beispiele zeigen uns, daß der Embryosack wie ein Parasit lebt, der seine Nahrung dort entnimmt, wo er sie am besten erreichen kann.

e) Am weitesten geht die Reduktion bei den Balanophoreen, deren Verhalten erst durch TREUB[4]) aufgeklärt wurde. An den weiblichen Blüten ist hier weder eine Blütenhülle noch Fruchtblattbildung nachweisbar. Die ganze Blüte besteht aus einem Zellkörper, von dem eine hypodermale Zelle (Fig. 524) zum Archespor[5]) wird, während die äußere Zellschicht zu einem langen, spitzen Fortsatz auswächst, das ganze Gebilde erhält eine gewisse

---

[1]) Die neueren Arbeiten VAN TIEGHEM's sind angeführt bei ENGLER, a. a. O. (Nachträge etc.).

[2]) TREUB, Observations sur les Loranthacées. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. II, p. 54; Vol. III, p. 1 ff. — Die älteren Angaben HOFMEISTER's (Abh. der Königl. sächs. Ges. der Wiss., 6. Bd.) werden dadurch ergänzt und berichtigt.

[3]) Ganz ähnlich verhält sich auch Viscum album (JOST, Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel, Bot. Zeitung, 1888, p. 357 ff.). Die Embryosackmutterzelle teilt sich hier in zwei Tochterzellen, deren untere bald nach oben hin einen Auswuchs bildet; dies betrachte ich als eine frühzeitige Haustorienbildung.

[4]) L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata BL., Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. XV, p. 1—25.

[5]) Das sich nur einmal, zuweilen, wie es scheint, auch gar nicht teilt, dann also direkt zur Makrospore wird.

Habitusähnlichkeit mit einem Archegonium, es ist aber kein Halskanal vorhanden. Da andere Balanophoreen [1]) meist zwei Fruchtblätter mit einer Centralplacenta und zwei sehr wenig ausgegliederten, integumentlosen Samenanlagen besitzen, so scheint es mir am natürlichsten, von derartigen Formen Balanophora dadurch abzuleiten, daß 1) die Bildung der Fruchtblätter unterblieb, 2) die Zahl der Samenanlagen auf eine reduziert wurde, 3) diese direkt aus der Blütenanlage selbst gebildet wurde [2]), bei welcher man von einer „Achse“ nicht mehr sprechen kann, da dieser Ausdruck nur dann einen Sinn hat, wenn darunter ein Gebilde zu verstehen ist, das wenigstens die Möglichkeit besitzt, Anhangsorgane hervorzubringen. Der Fall liege einigermaßen ähnlich wie bei den Vegetationsorganen mancher Parasiten. Wir wissen durch SOLMS Untersuchungen, daß z. B. bei Pilostylesarten (vgl. p. 434) der Vegetationskörper der Parasiten, welcher innerhalb der Nährpflanze wuchert, reduziert sein kann auf einzelne, pilzhyphenähnliche Gewebestränge. Bei diesen hört die Möglichkeit der Anwendung der gewöhnlichen morphologischen Schemata auf. Ebenso ist es meiner Ansicht nach bei den Blüten der Balanophora. Auch hier wissen wir nicht, in welcher Beziehung die Reduktion zur parasitischen Lebensweise steht. Denn wenn eine solche Beziehung besteht, kann sie eine doppelte sein, nämlich entweder eine direkte, d. h. durch die parasitische Lebensweise selbst bedingte, oder eine indirekte, d. h. die parasitische Lebensweise gestattet, Variationen der Struktur, die auch bei nicht parasitischen Pflanzen auftreten können, dort aber nicht existenzfähig sind, zu erhalten. Einen derartigen indirekten Zusammenhang mit der Lebensweise habe ich oben (p. 447) für Utricularia und die Podostemaceen als wahrscheinlich nachzuweisen versucht.

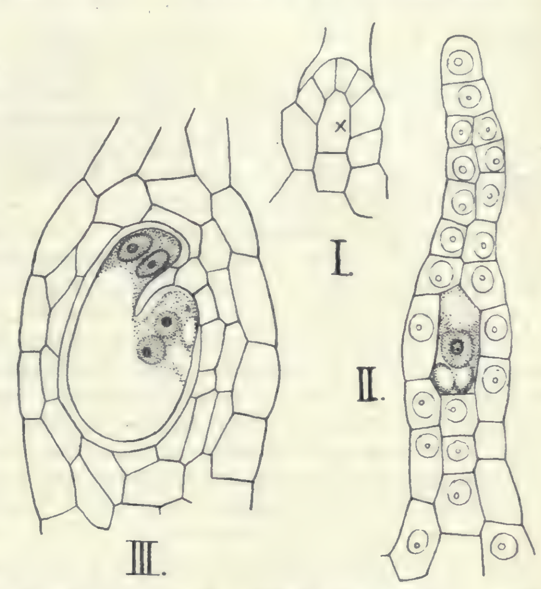


Fig. 524. Balanophora elongata (nach TREUB). *I* Junges weibliches Organ im Längsschnitt (230 ×). *II* Älteres mit Archespor (punktiert) 300 ×. *III* Fast erwachsenes mit entwickeltem Embryosack, 300 ×.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, daß bei den Samenanlagen (und teilweise dem ganzen Gynaeceum der Angiospermen) bedeutende Reduktionen eintreten können. Kaum als Reduktion ist zu bezeichnen, daß die Zweizahl der Integumente auf die Einzahl beschränkt werden

[1]) Vgl. z. B. LOTSY, Rhopalocnemis phalloides. Buitenzorger Annalen, V. Ser., Vol. II, p. 73 ff. LOTSY ist der Ansicht, daß die Helosideen, zu welchen Rh. gehört, besser von den Balanophoreen zu trennen seien; wenn man auch dies thut, so wird an der nahen Verwandtschaft doch nicht zu zweifeln sein.

[2]) Ein analoger Fall würde sich ergeben, wenn die männliche Juniperusblüte auf eines der oben beschriebenen Mikrosporangien reduziert würde.

kann, wohl aber ist eine solche vorhanden, wenn die Integumentbildung ganz unterbleibt, ohne daß es zunächst gelungen wäre, dafür Gründe anzugeben. Dagegen ist leicht verständlich, daß dort, wo das Integument keine Rolle bei der Bildung der Samenschale spielt (was auch bei manchen Pflanzen der Fall ist, bei denen die Umhüllung der Samen durch das Perikarp gebildet wird unter Zerstörung der Samenschale, so bei Gunnera, den Gräsern u. a.), auch von vornherein die Bildung des Integumentes unterbleiben kann. Es ist anzunehmen, daß bei allen Organen bei einzelnen Formen die „Tendenz zum Schwinden“ auftreten kann, die dann zu einer Verkümmerung führt, wenn diese ohne Schaden für die Gesamtökonomie der Pflanze eintreten kann. Es würde natürlich ganz unsinnig sein, etwa die Pflanzenformen, die nackte Samenanlagen haben, in eine systematische Gruppe zusammenfassen zu wollen, vielmehr zeigt sich deutlich, daß dieser Vorgang sich in verschiedenen Verwandtschaftskreisen vollzogen hat.

Eine weitere Reduktionsstufe ist, daß sich die Samenanlagen und Placenten nicht mehr als gesondert hervortretende Organe im Gynaeceum nachweisen lassen (z. B. Viscum), sondern die Makrosporangien dem Gewebe der Makrosporophylle (Fruchtblätter) eingesenkt sind. Schließlich unterbleibt (bei Balanophora) auch die Ausgliederung der letzteren selbst, die ganze Blüte ist scheinbar auf ein Makrosporangium reduziert. Es wurde früher (p. 733) darauf hingewiesen, daß dieses Beispiel besonders deutlich zeigt, daß wir tiefgreifende Änderungen in der Organbildung nicht in Abrede stellen können, und daß unsere Aufgabe zunächst die ist, uns ein Bild davon zu machen, wie sie zustande gekommen sind, nicht aber die, den Anfang in das Endglied einer Reihe hineinzukonstruieren.

Bau und Entwicklung des Nucellus.

Die Makrosporangien der Samenpflanzen unterscheiden sich von denen der Pteridophyten bekanntlich dadurch, daß die Makrosporen innerhalb der Sporangien keimen, und daß das Makrosporangium (mit dem resp. den Integumenten) sich nach der Befruchtung zum Samen entwickelt. Anläufe zu diesem Verhalten finden sich auch bei manchen Pteridophyten. Bei Salvinia keimen die Makrosporen innerhalb der Makrosporangien (was hier mit dem Leben im Wasser zusammenhängen mag), bei vielen Selaginellen (eine Abweichung bildet nach Bruchmann S. spinulosa) legen die Makrosporen wenigstens die ersten Keimungsstadien [1]) innerhalb des Makrosporangiums zurück, um dann allerdings aus den Sporangien entleert zu werden, und erst später ihre Entwicklung wieder aufzunehmen. Wirkliche Übergänge zur Samenbildung finden sich bei den lebenden Formen nicht; solche würden auch nicht vorhanden sein, wenn es z. B. Selaginellen gäbe, bei denen die Makrosporen nicht aus den Sporangien entleert, sondern bis zur Keimung der Embryonen der ungeschlechtlichen Generation in den Makrosporangien eingeschlossen blieben. In teleologischer Beziehung könnte man es als einen Fortschritt betrachten, daß von der mütterlichen Pflanze sich nicht mehr die mit beträchtlichem Materialaufwand gebildeten Makrosporen ablösen, von denen es unsicher ist, ob sie günstige Keimungs- und Befruchtungsbedingungen finden, sondern der meist mit (für seine erste Entwicklung hinreichenden) Reservestoffen ausgestattete, aus der befruchteten Eizelle

[1]) Die Prothallien gelangen dabei bis zur Archegonienbildung.

hervorgegangene Keim. Thatsächlich sehen wir, daß die Pflanze mit dem Material sozusagen immer sparsamer wird, je höher wir in der Reihe der Samenpflanzen emporsteigen. Die Cycadeen bilden in ihren Makrosporen umfangreiche Prothallien[1]) auch ohne Bestäubung aus. Die Coniferen dagegen lassen die Keimung der Makrosporen (innerhalb der Makrosporangien) nur eintreten infolge eines durch die Pollenschläuche ausgeübten Reizes, von welchem bei manchen Angiospermen sogar die Anlegung der Samenanlagen, in vielen andern wenigstens ihre Weiterentwicklung abhängig ist.

Einige Beispiele seien angeführt. In den weiblichen Blüten von Quercus und Fagus, auch Corylus, ist zur Zeit der Bestäubung keine Spur von Samenanlagen vorhanden. Es ist meines Wissens zwar nicht experimentell nachgewiesen, aber wenigstens sehr wahrscheinlich, daß der durch die Pollenschläuche ausgeübte Reiz den Anstoß zur Weiterentwicklung giebt[2]). Sicher ist dies bei den Orchideen, deren Samenanlagen zur Zeit der Bestäubung noch ganz rudimentär sind, und ähnlich verhalten sich einige Dikotylen, z. B. Fraxinus, Forsythia, Syringa dubia, während andere Oleaceen[3]) (Syringa vulgaris, Fontanesia Fortunei, Ligustrumarten) zur Zeit der Bestäubung vollständig entwickelte Samenanlagen haben.

Während bei den Coniferen die Entwicklung des Makroprothalliums zwar an die Bestäubung, nicht aber an die Befruchtung [die damit nicht notwendig verbunden zu sein braucht, denn wie schon Hofmeister[4]) hervorhebt, kann z. B. bei den Orchideen die Weiterentwicklung der Samenanlagen auch durch fremden Pollen bewirkt werden, der keine Befruchtung verursachen kann] gebunden ist, sehen wir die Angiospermen noch einen Schritt weitergehen. Aus dem Keimschlauch der Mikrospore treten hier, wie die Untersuchungen von Nawaschin, Guignard u. a. gezeigt haben[5]), bei der Befruchtung in die Makrospore zwei Zellkerne über: einer regt das Ei zur Weiterentwicklung an, er führt die Befruchtung aus, der zweite regt die Entwicklung des Endosperms an. Ob man dabei von einer „doppelten Befruchtung“ sprechen will, ist meines Erachtens unwesentlich, ich habe in dem Vorgang, seit er bekannt wurde, stets nur eine Einrichtung sehen können, welche eine Weiterentwicklung des Endosperms nur für den Fall sichert, daß eine Embryobildung eintritt.

Auch dies Verhalten aber ist kein ausnahmsloses. Es mehren sich in neuerer Zeit die Beispiele für parthenogenetische, also ohne Befruchtung erfolgende Embryobildung, hier erfolgt die Endospermbildung gleichfalls ohne den bei anderen Pflanzen in der oben angegebenen Weise erfolgenden

---

[1]) Inwiefern sich die einzelnen Gattungen hierin etwa verschieden verhalten, bleibt näher zu untersuchen, bei Cycas tritt in unseren Gewächshäusern jedenfalls an unbestäubten Samenanlagen Archegonienbildung im Prothallium ein.

[2]) Bei Corylus unterbleibt die Weiterentwicklung des Fruchtknotens, wenn die männlichen Blütenkätzchen ihren Pollen vor der Entwicklung der Narben entleeren, was in manchen Frühjahren vorkommt und als experimenteller Beleg für die oben angeführte Beziehung betrachtet werden darf.

[3]) Vgl. betreffs derselben Billings, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung, Flora, 88. Bd., p. 300 ff.

[4]) Allgemeine Morphologie, p. 637.

[5]) Verf. hatte schon 1883 (Vergl. Entwicklungsgesch., p. 429) hervorgehoben, daß jedenfalls die Folgen der Befruchtung auch auf den (sekundären) Embryosackkern sich erstrecken. „Derselbe steht in allen von mir untersuchten Fällen mit der Eizelle durch einen Plasmastrang in Verbindung, so daß also stoffliche Einwirkung von dieser resp. dem Pollenschlauch aus stattfinden kann“. Diese „stoffliche Einwirkung“ besteht, wie die schönen Untersuchungen der oben genannten Autoren gezeigt haben, in einer Kernverschmelzung. Vergl. ferner Strasburger, Bot. Zeit. 1900, II, p. 293 ff.

Anstoß, sei es, daß der Embryo aus der unbefruchteten Eizelle hervorgeht, wie bei Antennaria alpina, den meisten untersuchten Alchemillaarten oder aus einer Endospermzelle, wie bei Balanophora. Wir haben in neuerer Zeit gelernt, bei der geschlechtlichen Fortpflanzung zwei Vorgänge zu unterscheiden: die Übertragung väterlicher und mütterlicher Eigenschaften auf den Keim und die Anregung desselben zur Weiterentwicklung. Diese letztere kann auch durch andere Faktoren als durch die Vereinigung der weiblichen Zelle mit der männlichen erfolgen. Welche Entwicklungsreize bei den parthenogenetisch gebildeten Samen in Betracht kommen, wissen wir nicht. Aber es erscheint mir sehr wahrscheinlich, daß in manchen Fällen der Pollenschlauch es ist, welcher, ohne Befruchtung zu bewirken, die Weiterentwicklung (auch die Embryobildung) veranlaßt. Wo, wie bei Balanophora und Alchemilla (mit Ausnahme von Alch. arvensis), überhaupt keine Pollenschläuche gebildet werden, kann davon natürlich keine Rede sein, wohl aber bei der Bildung der Adventivembryonen aus dem Nucellus (Funkia, Citrus u. a.), und auch für Casuarina liegt, wie unten ausgeführt werden soll, eine analoge Vermutung nahe. Es ist nicht einzusehen, warum der Pollenschlauch nicht in manchen Fällen auch die Eizelle zur Weiterentwicklung anregen sollte, ohne daß er sie befruchtet.

Der wichtigste Teil des Nucellus ist natürlich die Makrospore (der Embryosack), und es fragt sich zunächst, wie weit die Makrosporen in ihrer Entstehung noch mit denen der Pteridophyten übereinstimmen [1]. Die letzteren entstehen überall aus Vierteilung von Mutterzellen, ebenso wie alle anderen Sporen. Auch die Makrosporen der Samenanlagen gehen aus Mutterzellen hervor, deren Tochterzellen aber nicht alle zu Makrosporen (Embryosäcken) werden, obwohl sie, wie früher schon hervorgehoben wurde [2], alle „potentiell“ dazu imstande sind. Die Zahl der Zellen, in welche die Embryosackmutterzelle zerfällt, ist bei vielen Samenpflanzen gleichfalls vier, und in neuerer Zeit mehren sich die Stimmen dafür, daß dies Verhalten viel weiter verbreitet ist, als man früher annahm, wo die Zahl der Tochterzellen als eine variable angegeben wurde [3]. Die Tetradenteilung als eine allgemeiner verbreitete anzunehmen lag um so näher, als das Studium der Kernteilungsverhältnisse, wie zuerst OVERTON hervorhob, auf die Homologie von Embryosackmutterzelle und Pollenmutterzelle hinwies, in beiden Fällen ist die Zahl der Chromosomen die Hälfte derjenigen der übrigen Zellen [4]. Es sind denn auch vier Tochterzellen gefunden worden bei Gymnospermen [Larix von JUEL, Pinus Laricio [5]], bei einer Anzahl Monokotylen und Dikotylen. Daß indes eine Reduktion der Teilungen eintreten kann, zeigt schon die Thatsache, daß bei manchen Pflanzen die „Embryosackmutterzelle“ direkt ohne Teilungen zum Embryosack wird, so bei Tulipa und anderen Liliaceen.

Es ist nicht einzusehen, warum, wenn in diesen Fällen die Teilung über-

---

1) Ich verzichte hier auf die Anführung der älteren Litteratur, die in allen Lehrbüchern citiert ist.

2) Vergl. Entwicklungsgesch., p. 408.

3) Vgl. z. B. JUEL, Beitr. zur Kenntnis der Tetradenteilung, Jahrb. f. wissensch. Bot., 35. Bd., 1900, p. 621 ff.; KÖRNICKE, Studien an Embryosackmutterzellen, Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, 1901. Daselbst weitere Litteratur.

4) Vgl. auch STRASBURGER, Histolog. Beiträge, Heft 6, und die p. 770 angeführte Abhandlung.

5) COULTER and CHAMBERLAIN, Morphology of spermatophytes, I, p. 161.

haupt unterbleibt, nicht auch eine Reduktion auf zwei oder drei Teilungen vorkommen sollte. In der Anordnung der Teilungswände weicht die Tetradenbildung ab von der bei Sporenmutterzellen üblichen, indem die Tochterzellen meist in einer Längsreihe angeordnet sind, seltener liegen durch Längsteilung zwei nebeneinander. Indes kommt dies auch bei Pollentetraden nicht selten vor. Wie ich vor Jahren darzulegen versucht habe [1]), ist bei den Pollentetraden die Lage der Teilungswände bedingt durch die Gestalt der Pollenmutterzellen. Es sei dies an einem Beispiel kurz erörtert. Fig. 525 *1—5* zeigt Pollentetraden von Typha Shuttleworthii. Die häufigste Anordnung ist die in Fig. 525 *1* dargestellte, wobei sich die Pollenmutterzelle in vier in einer Ebene liegende Tochterzellen geteilt hat. In Fig. 525 *2* sind die beiden Teilungsebenen gekreuzt, bei *3* haben sie eine schiefe Lage zu einander, die Anordnung nähert sich der tetraëdrischen. Seltener sind Formen wie *4* und *5*, die aber für den Vergleich mit den Embryosackmutterzellen von besonderem Interesse sind, es ist wohl anzunehmen, daß die langgestreckte Gestalt der Pollenmutterzelle (welche für die Anordnung der Tochterzellen bestimmend war) zusammenhängt mit den Raumverhältnissen innerhalb der Mikrosporangien. Auch bei den Embryosackmutterzellen ist vor allem zu beachten, daß sie sich nicht aus dem Verbande mit den übrigen loslösen, also auch nicht leicht die Kugelform gewinnen werden, die für die übliche Tetradenanordnung nach dem Obigen bestimmend ist. Ihrer in der Achse des Makrosporangiums gestreckten Gestalt entspricht vielmehr die Querteilung [2]). Daß von den vier Tochterzellen nur eine normal zur Makrospore sich weiter entwickelt, ist eine Erscheinung, die mit der Verringerung der Sporenzahl im Makrosporangium in Beziehung steht, und deren extremster Ausdruck das Unterbleiben der Tetradenbildung überhaupt ist (in Fällen wie Tulipa). Übrigens findet sich Übereinstimmung in dieser Beziehung in den Makrosporangien der Salviniaceen und Marsiliaceen und bei der Mikrosporenbildung einiger Monokotylen [3]). Die Makrosporen der Cycadeen und mancher Coniferen haben noch deutlich ein kutikularisiertes „Exospor“, was als Anklang an das Verhalten freilebender Makrosporen von Interesse ist.

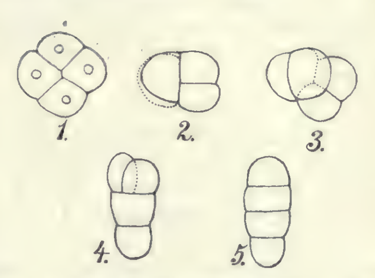


Fig. 525. Pollentetraden von Typha Shuttleworthii. Vergr.

Nach dieser allgemeinen Einleitung sei kurz der Bau und die Entwicklung der Makrosporangien bei Gymnospermen und Angiospermen besprochen.

---

[1]) Zur Embryologie der Archegoniaten, Arb. a. d. botan. Institut in Würzburg, herausgegeb. von SACHS, II, 3, 1880, p. 441. Die dort gemachte Annahme betreffs der Aufeinanderfolge der Teilungswände war nicht richtig (es findet offenbar, wie später WILLE hervorhob, auch hier eine wiederholte Zweiteilung der Mutterzelle statt). Dies ist indes von untergeordneter Bedeutung gegenüber der allgemeinen, auch von späteren Autoren angenommenen Beziehung zwischen der Gestalt der Mutterzelle und der Teilungsrichtung, auf die dort speciell für Neottia und Typha hingewiesen wurde.

[2]) Daß bei einer Anordnung der Tetraden wie in Fig. 525 sehr leicht auf Schnitten nur drei Zellen sichtbar sein werden, ist ohne weiteres klar; ein derartiger Fall wurde z. B. von JOHOW für Voyria abgebildet.

[3]) Vgl. betreffs Carex JUEL a. a. O. und WILLE's dort citierte Arbeit.

a) Gymnospermen.

1) Makrosporangien der Cycadeen. Obwohl wegen der Schwierigkeit der Materialbeschaffung die Makrosporangienentwicklung bei keiner Cycadee lückenlos bekannt ist, läßt sich doch erkennen, daß die Samenanlagen hier einen primitiven, d. h. mit dem der Pteridophytensporangien verwandten Charakter tragen. Dieser spricht sich aus 1) in dem Vorhandensein eines ziemlich umfangreichen sporogenen Gewebes (*Sp* Fig. 526), von dem aber, soweit bekannt, nur eine Zelle sich zur Makrosporenmutterzelle weiter entwickelt, 2) darin, daß der Funiculus hier deutlich durch eine nachträgliche Streckung des Sporophyllgewebes zustande kommt, 3) der Nucellus erscheint hier, wie ich vor Jahren schon hervorgehoben habe, deutlich als aus einer Weiterentwicklung der Sporangienwand entstanden. Auch die Entwicklung einer „Pollenkammer" im Nucellus darf wohl hier, wie bei Ginkgo, als ein primitiver Charakter betrachtet werden.

Im einzelnen sei folgendes bemerkt. Unsere Kenntnisse beruhen auf den Untersuchungen von WARMING[1]), TREUB[2]) und LANG[3]). Am meisten zurück gehen TREUB's Untersuchungen an Ceratozamia longifolia, die wir deshalb hier zum Ausgangspunkt wählen; sie bestätigen und ergänzen WARMING's Angaben. Je eine Samenanlage entspringt dem Rande des Sporophylls da, wo es in seine Insertionszone übergeht. Hier zeigt das Gewebe meristematische Beschaffenheit, es bilden sich zwei Auswüchse, die wir als die Anlagen zweier Samenanlagen betrachten. Ein Längsschnitt durch dieselben zeigt nun ein ganz ähnliches Bild, wie ein Querschnitt durch ein junges Ophioglossumsporangium: man findet unter der Epidermis eine Gruppe sporogener Zellen, hervorgegangen, wie wir wohl annehmen dürfen, aus der Teilung von einer oder einigen wenigen Archesporzellen. Das Auftreten derselben ist also die erste Differenzierung in der Samenknospenanlage: dieselbe unterscheidet sich zu dieser Zeit in nichts Wesentlichem von einer Ophioglossumsporangium-Anlage. Zwischen der Epidermis und dem sporogenen Zellkomplex liegt eine Zellschicht (oder mehrere), die später eine abweichende Ausbildung erfährt, indem sie nicht mit in die Bildung des sporogenen Zellkomplexes eintritt, es sollen die Zellen derselben als Schichtzellen bezeichnet werden. An älteren Stadien treten zwei Veränderungen ein: es bildet sich durch Wachstum und Spaltung der Schichtzellen eine den sporogenen Zellkomplex bedeckende Wucherung (*Nu* Fig. 526), und gleichzeitig erhebt sich um dieselbe ein Ringwall, die Anlage des Integuments. Die erwähnte Wucherung ist die Anlage des Nucellus, die nun ebenso wie das Integument heranwächst, auch die Zellenzahl des sporogenen Zellkomplexes nimmt zu, derselbe grenzt sich schärfer ab und ist umgeben von engen, in die Länge gestreckten Zellen, von denen es aber fraglich erscheint, ob sie als Tapetenzellen betrachtet werden dürfen. Etwa in der Mitte desselben findet man eine große Zelle, die „Embryosackmutterzelle" (Fig. 526 *II*, *Sp*), sie teilt sich nach den bisherigen Angaben in gewöhnlich drei Zellen, es erscheint aber nach dem Obigen wahrscheinlich, daß auch hier Tetradenbildung vorliegt. Jedenfalls wächst eine der Tochterzellen zur Makrospore heran und verdrängt die andere, sie füllt sich später mit Prothallium, das die Archegonien

[1]) WARMING, Undersögelser og Betragtninger over Cycaderne (K. D. Vidensk. Selsk. Forh. Kjöbenhavn, 1877, mit franz. Resumé); id. Bidrag til Cycadeernes Naturhistorie, ibid. 1879.

[2]) TREUB, Recherches sur les Cycadées. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, IV.

[3]) LANG, Studies in the development and morphology of Cycadean sporangia. Annals of botany, Vol. XIV, 1901.

erzeugt, bei Stangeria scheint die Bildung derselben von der Bestäubung abhängig zu sein. Die Differenzierung der Makrosporen vollzieht sich also hier wesentlich nach dem p. 423 für Isoëtes angegebenen Verhalten, auch ist wohl anzunehmen, daß die Tapetenzellen aus dem sporogenen Zellkomplex hervorgehen. — An der Spitze des Nucellus entsteht die „Pollenkammer" durch Resorption im Nucellargewebe (vgl. Fig. 522 *I*).

2) Coniferen. Die Samenanlagen haben hier teils zwei Integumente, teils ein einziges, das bei der Reife bei einigen Formen einen Flügel entwickelt (z. B. Dammara), bei den Abietineen erscheint dieser mit der Samenschuppe verschmolzen, geht aber offenbar auch hier ursprünglich vom Integument aus. Die sonstigen Verhältnisse stimmen im wesentlichen mit denen der Cycadeen überein, doch scheint, so weit die vorliegenden Untersuchungen ein Urteil gestatten, die „Sterilisation" des sporogenen Komplexes hier teilweise weiter fortgeschritten zu sein; noch ziemlich entwickelt ist er, wie es scheint, bei den Cupressineen, wo er sich, soweit bei Cupressus beobachtete junge Stadien ein Urteil gestatten, seiner Entstehung nach noch auf ein wenig zelliges hypodermales Archespor zurückführen läßt[1]; auch hier wird aber nur eine Makrosporenmutterzelle ausgebildet. Im Nucellus ist hier das Material abgelagert, welches später von der Makrospore aufgebraucht wird. Bei Larix fand STRASBURGER eine „Embryosackmutterzelle" (und ebenso ist es wohl bei anderen Abietineen) bei Thuja und Taxus mehrere. Je früher eine „Sterilisation" der sporogenen Zellen eintritt, desto weniger werden sie sich von den andern Zellen des Nucellus unterscheiden, so daß es oft dem subjektiven Ermessen anheimgestellt sein wird, was man als sporogenen Zellkomplex bezeichnen will; es liegt dies in der Natur der oben kurz geschilderten Entwicklungsvorgänge.

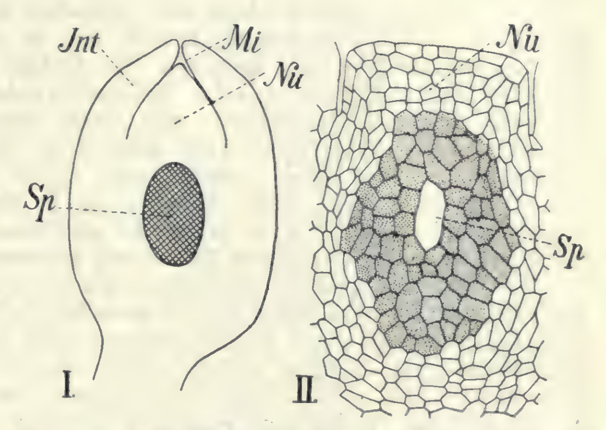


Fig. 526. *I* Ceratozamia longifolia. Längsschnitt durch eine Samenanlage (nach TREUB). Schwach vergr. *Int* Integument, *Mi* Mikropyle, *Nu* Nucellus, *Sp* sporogenes Zellgewebe (schraffiert). *II* (Nach LANG.) Stangeria paradoxa, Längsschnitt durch den Nucellus. *Sp* Sporenmutterzelle, umgeben von sterilem, sporogenem Gewebe.

b) Gnetaceen. Der Raum erlaubt nicht, auf die, in ihrer Deutung vielfach strittigen Verhältnisse der Samenanlagen, namentlich die Integument-

[1]) Dieses giebt aber auch zahlreiche Zellen zum Aufbau des Nucellus ab, zur Zeit der Bestäubung finde ich bei den untersuchten Cupressineen einen mehr oder minder entwickelten sporogenen Zellkomplex der von einem umfangreichen Nucellargewebe überlagert ist, das später zur Ernährung der Makrosporen dient, ähnlich wie die Nährmaterialien, die in der mehrschichtigen Wand des jungen Sporangiums von Botrychium abgelagert sind, auch hauptsächlich der Ausbildung der Sporen zu gute kommen. Der sporogene Zellkomplex liegt bei Juniperus (wo er nur aus wenig Zellen besteht) etwa da, wo das Integument ansetzt, bei Callitris tiefer. Die Makrosporenmutterzelle tritt bei Juniperus zu dieser Zeit oft schon deutlich durch Größe und Inhaltsreichtum hervor.

bildung[1]) näher einzugehen, eine kurze Darstellung aber würde nicht hinreichen, um die Bezeichnungen der einzelnen Formen zu einander klarzulegen. Die neuere Litteratur ist allerdings nicht vollständig zusammengestellt in dem Buche von COULLER und CHAMBERLAIN, Morphology of spermatophytes, p. 119 ff., worauf hier verwiesen sei.

Dagegen ist die Bildung der weibliche Sexualorgane hier noch kurz zu besprechen.

Die Cycadeen, Ginkgoaceen und Coniferen besitzen Archegonien, welche dem Prothallium tief eingesenkt sind, und eine Eizelle besitzen, welche bei den Cycadeen riesige Dimensionen erreicht. Mit der Größe der Eizelle steht jedenfalls im Zusammenhang, daß eine besondere Zellschicht um die Eizellen vorhanden ist, welche bei der Ernährung derselben eine wichtige Rolle spielt[2]).

Der Hals des Archegoniums tritt (allenfalls mit Ausnahme von Cycas) nicht über die Prothalliumfläche hervor, und da er sich nicht öffnet, wird auch keine Halskanalzelle gebildet. Im übrigen ist die Ausbildung des Halsteiles eine auffallend variable. Bei den Cycadeen, Ginkgo, Cephalotaxus Fortunei, Sequoia sempervirens und Tsuga canadensis sind nur zwei, bei den meisten Coniferen wohl sind vier Halszellen vorhanden (die sogenannte „Deckelrosette), welche sich durch perikline Wände in ein oder mehr Stockwerke teilen können, die je vier oder acht Zellen enthalten (so bei Abies). Es ist unbekannt, ob diesem verschiedenen Verhalten des Halsteiles eine biologische Bedeutung zukommt.

Bei den Gnetaceen finden sich eigentümliche und sehr merkwürdige Verhältnisse. Ephedra besitzt nach STRASBURGER's Darstellung[3]) ein typisches Coniferenarchegonium mit langem Halsteil (der sich von den umgebenden Prothalliumzellen wenig zu unterscheiden scheint). Bei Welwitschia[4]) fand STRASBURGER eine bedeutende Vereinfachung der Archegonbildung. Die am Scheitel des Prothalliums gelegenen Initialen (20—60) teilen sich nicht weiter, sondern bilden nur Auswüchse, welche in das Nucellargewebe hinein und den Pollenschläuchen entgegenwachsen, jedes Archegonium ist also auf eine (mit einer Membran umgebene) Zelle reduziert.

Besonders interessant ist das von KARSTEN und LOTSY[5]) näher untersuchte Verhalten der Makrosporen von Gnetum. Bei Gn. Gnemon fallen im Embryosack zunächst die „freien“ Kernteilungen auf, die auch bei den Coniferen die Bildung des Prothalliums einleiten. Aber nur im unteren Ende des Embryosackes kommt es zur Bildung eines Zellgewebes, im oberen bleiben die Zellkerne frei dem Protoplasma eingebettet (die wohl als freie Zellen zu betrachten sind, wenngleich eine bestimmt abgegrenzte Plasma-

[1]) Es sei hier nur erwähnt, daß Ephedra ein Integument besitzt (die äußere integumentähnliche Hülle ist offenbar aus zwei Blättern verwachsen, ebenso bei Welwitschia, dessen Integument oben narbenähnlich ausgebildet ist (Fig. 446), Gnetum hat scheinbar drei Integumente, ich möchte mich aber LOTSY's Deutung anschließen, wonach hier auch nur eines vorhanden ist und die äußeren Hüllen eigentlich ein Perianth darstellen. Betreffs Ephedra vgl. auch JACCARD, Recherches embryologiques sur l'Ephedra helvetica (Züricher Dissertation), Lausanne 1894.

[2]) Vgl. darüber ARNOLDI, Beitr. zur Morphologie der Gymnospermen, Flora, 87. Bd., 1900, p. 194 (daselbst weitere Litteratur).

[3]) Vgl. auch JACCARD a. a. O.

[4]) Die Verhältnisse bedürfen hier erneuter Untersuchung. Es wird sich fragen, ob die „Archegonien“ wirklich alle befruchtungsfähig sind.

[5]) KARSTEN, Untersuchungen über die Gattung Gnetum. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, T. XI, ferner in COHN's Beitr. zur Biol. der Pfl., 6; LOTSY, Contributions to the life history of the Genus Gnetum, Ann. Buitenz. II, Ser. 1.

partie um jeden einzelnen Kern nicht nachgewiesen werden konnte). Diese Zellen resp. Zellkerne sind Eizellen, die alle befruchtet werden können, obwohl nur ein Embryo sich weiter entwickelt. Wir haben hier also zwei Regionen in der gekeimten Makrospore (welche anfangs wenigstens durch eine leichte Einschnürung abgegrenzt sind): eine obere generative und eine untere vegetative. Die letztere hat offenbar die Aufgabe, bei dem auf Kosten des Nucellargewebes erfolgenden Wachstum der Makrospore die



Fig. 527. (Nach Lotty.) Makrospore von Gnetum Gnemon, ca. 37mal vergr., oben eine zur Seite gedrängte weitere Makrospore.

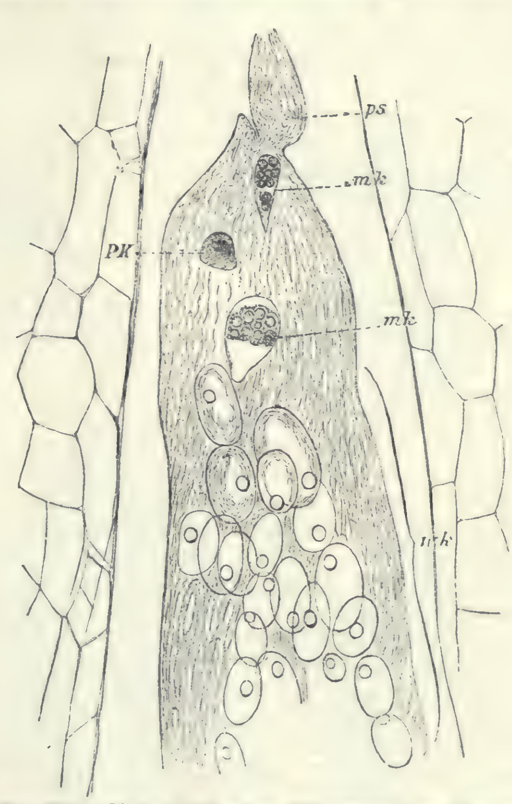


Fig. 528. Oberer Teil einer Makrospore von Gnetum nach Karsten, *ps* Pollenschlauchspitze, *mk* männlicher Kern, *PK* Schlauchkern, *wk* weibliche Kerne (Lehrb.).

Baumaterialien herbeizuschaffen, und Ähnliches wird auch für die Angiospermen zu beachten sein. Bei den von Karsten untersuchten Gnetumarten fand diese Bildung eines Zellgewebes in der „Antipoden"-Region der Makrospore nicht statt, der ganze Embryosack verhielt sich wie das obere Ende desjenigen von Gnetum Gnemon. Obwohl die Entwicklung von Welwitschia nur lückenhaft bekannt ist und die von Ephedra wohl einer Nachuntersuchung bedarf, läßt sich das Verhalten der Makrosporen der Gymnospermen doch deutlich in einer Reihe anordnen, deren Glieder folgende sind (wobei wir absehen von der Rolle, welche der Pollenschlauch als „Entwicklungsreiz" ausübt):

a) Die Makrospore füllt sich vollständig mit Prothalliumgewebe, welches normale Archegonien hervorbringt, Cycadeen, Coniferen, Ephedra.

b) Die Makrospore bildet ein Prothallium, dessen oberste Zellen nicht

mehr fest zusammenschließen, sondern zu einzelligen Befruchtungszellen werden (Welwitschia).

c) Dieser Vorgang findet noch früher statt (während das Auswachsen der reduzierten Archegonien unterbleibt), es sind aber noch deutlich zwei Regionen in der Makrospore unterscheidbar, in der generativen Region grenzen sich aber die Zellen nicht scharf ab (Gnetum Gnemon).

4) Die Bildung eines Zellgewebes vor der Befruchtung unterbleibt ganz und gar (die übrigen untersuchten Gnetumarten).

Mit anderen Worten, wir sehen den schon bei den heterosporen Pteridophyten nachweisbaren Entwicklungsgang weiter fortgeführt, d. h. die vegetative Entwicklung der Prothallien wird immer mehr abgekürzt und im Zusammenhang damit die Befruchtung in ein immer früheres Stadium verlegt. — Auch hier ist es durchaus zweifelhaft, ob die oben konstruierte Reihe eine phylogenetische ist, denn auch bei den Gymnospermen ist ein polyphyletischer Ursprung wahrscheinlicher als ein monophyletischer. Aber gerade daraus ist zu schließen, daß die Entwicklung eine nicht zufällige, sondern in bestimmt geregelter Weise fortschreitende war.

c) Die Entwicklung des Makrosporangiums der Angiospermen weicht in keinem wesentlichen Punkte von der bei den Gymnospermen oben kurz geschilderten ab, so verschieden auch äußerlich die Samenanlagen bei den verschiedenen Familien gebaut sind[1]). Im allgemeinen läßt sich wohl sagen, daß der Bau der Samenanlagen mit der des fertigen Samens in Beziehung steht. Kleine, endospermlose Samen, wie die der Orchideen, oder solche, die nur mit kleinem Endosperm und kleinem Embryo versehen sind, wie die der Begoniaceen, Rafflesiaceen u. a., pflegen aus Samenanlagen hervorzugehen, die sowohl die Integumente als den Nucellus wenig stark entwickelt zeigen. Samen, deren Ausbildung größere Ansprüche macht, pflegen sich von vornherein durch stärkere Entwicklung des Integumentes oder des Nucellus vorzusehen; als specielle Anpassungen sind zu bezeichnen die Ausbildung eines Epithels in nicht wenigen Fällen und die Haustorienbildung am Embryosack, Verhältnisse, auf die unten zurückzukommen sein wird. Hier ist zunächst Entstehung und Ausbildung der Makrosporen kurz zu erwähnen[2]). Das Archespor ist vielfach, auch bei Makrosporangien mit massiger gebautem Nucellus, einzellig (Fig. 516 Cuphea), offenbar deshalb, weil die anderen Zellen von vornherein „sterilisiert“ sind. Indes fehlt

---

[1]) Leider aber wissen wir über die biologische Bedeutung dieser Verschiedenheit recht wenig. Womit hängt es zusammen, daß die Samenanlagen atrop, anatrop, epitrop, apotrop, hängend etc. sind? Kommt in Betracht namentlich der Verlauf des Pollenschlauches, der Weg, den er zurückzulegen hat, die Geschwindigkeit, mit der die Befruchtung erfolgen muß, die Materialien, die ihm zur Verfügung stehen, die Anordnung des „Leitgewebes“, oder sind es nur „innere“ Faktoren, welche die Gestaltung bestimmen? Darüber wissen wir nichts, aber es scheint mir nicht zweifelhaft, daß auch zwischen Gestalt und Funktion der Samenanlagen wie in so vielen andern Fällen sich ganz bestimmte Beziehungen werden aufdecken lassen. Daß die Häufigkeit der anatropen und kampylotropen Samenanlagen gegenüber den atropen damit zusammenhängt, daß bei den ersteren die Mikrophyle ceteris paribus dem Leitgewebe näher liegt, ist mir übrigens zweifellos.

[2]) Vgl. darüber Strasburger, Die Angiospermen und die Gymnospermen, 1879; Fischer, Zur Embryosackentwicklung einiger Angiospermen (Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft, 14. Bd., 1880); Jönsson, Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna (Acta Univers. Lundensis, T. XVI); Guignand, Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes (Ann. des scienc. nat., 6. Sér., Bot., T. XIII); Nawaschin's Arbeiten über Betula, Corylus u. a., Benson, Contributions to the embryology of Amentiferae (Linnean Society London, 1894).

es nicht an Beispielen für mehrzellige Archesporen, so namentlich bei Rosaceen, bei Aesculus Hippocastanum, Paeonia arborescens. Zuweilen kommen auch mehrere Embryosäcke zur Entwicklung, dafür sei Alchemilla als Beispiel angeführt.

In Fig. 529 ist die Entwicklung der Samenanlage von Alchemilla dargestellt[1]). Das Verhalten des Nucellus erinnert hier sehr an die Entwicklung der Mikrosporangien (vgl. p. 515), es ist das Archespor eine Zellplatte, von der Schichtzellen nach außen abgegeben werden, auch die Epidermis erfährt perikline Teilungen (Fig. 529 *II*). Eigentümlicherweise

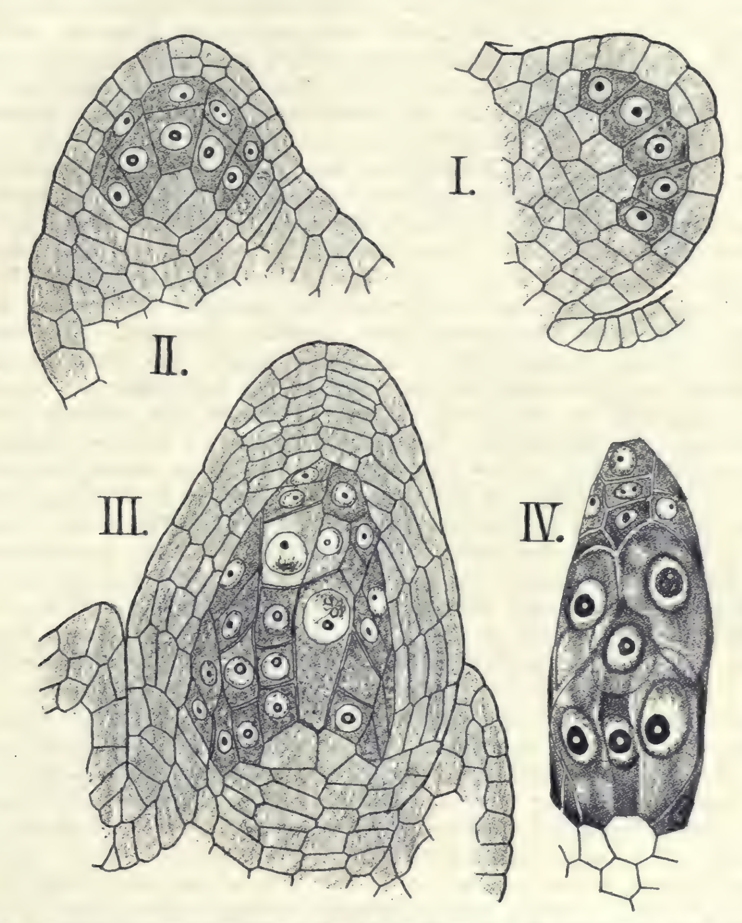


Fig. 529. Makrosporangienentwicklung (im Längsschnitt des Nucellus) von Alchemilla, nach Murbeck. *I—III* Alch. alpina (in *I.* fünf Archesporzellen getroffen), *IV* Alch. pubescens, sporogenes Gewebe mit sechs reifen Makrosporen und einigen Tapetenzellen.

wird hier nicht wie sonst eine centrale Zelle zur Embryosackmutterzelle, sondern die mehr seitlich gelegenen, die sich in drei bis vier (wohl meist vier) Tochterzellen teilen, von denen oft mehr als eine zum Embryosack

[1]) Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Universitets Årskrift, 36. Bd., Afdeln. 2, 1901.

wird; die überzähligen, später verdrängten Embryosäcke helfen offenbar dem begünstigten bei der Aufzehrung des Nucellargewebes. Der Längsschnitt (Fig. 529 *III*) läßt sich ohne weiteres vergleichen mit einem Sporangium, wie die in Fig. 501 und 513 abgebildeten, während bei anderen Angiospermen-Samenanlagen, in denen das sporogene Gewebe mehr zurücktritt, die äußeren Verschiedenheiten gegenüber den Sporangien viel größer sind.

Besonders eigentümlich ist der Bau des Makrosporangiums bei Casuarina, dessen Kenntnis wir Treub verdanken[1]). Es wird hier ein umfangreiches sporogenes Gewebe entwickelt, und es tritt besonders deutlich hier hervor, daß das sterile Gewebe des Nucellus, wie ich vor Jahren darzuthun versucht habe, der Hauptsache nach der Wandung der Pteridophytensporangien entspricht (Fig. 530 *I*). Die Zellen des sporogenen Gewebes teilen sich auch alle, wie es scheint, in ähnlicher Weise, wie sonst die Sporenmutterzellen anderer Angiospermen, doch ist die Zahl der Tochterzellen aus Treub's Angaben nicht mit Sicherheit zu entnehmen. Die nicht zu Makrosporen werdenden Tochterzellen funktionieren hier offenbar längere Zeit als Nährzellen. Es werden viele Makrosporen angelegt, die meisten derselben aber bleiben steril, sie dienen nur dazu, der begünstigten Makrospore Nährmaterial mit herbeizuschaffen. Sie verlängern sich nämlich schlauchförmig und bilden Haustorien, welche in den Funiculus eindringen (Fig. 530 *III*). Biologisch liegt der Fall ähnlich wie bei den Embryonen der Abietineen. Ich habe früher hervorgehoben, daß meiner Ansicht nach die Thatsache, daß hier mehrere Embryonen aus einer Eizelle entstehen, von denen aber nur einer zur Entwicklung gelangt, damit zusammenhänge, daß diese überzähligen Embryonen als Haustorien für den begünstigten funktionieren. Ähnlich ist es bei Casuarina mit den Makrosporen. Und mit der Bildung dieser als Haustorien funktionierenden Makrosporen hängt es meiner Ansicht nach auch zusammen, daß in der begünstigten Makrospore keine Antipoden angelegt werden, die hier nach der später anzuführenden Anschauung funktionslos sein würden, die Makrosporialhaustorien treten an ihre Stelle. Es finden sich im Scheitel der begünstigten Makrosporen zwei bis drei (seltener nur eine) Zelle, die aus einer Mutterzelle hervorzugehen scheinen und häufig mit Zellwänden versehen sind, die vor der Befruchtung gebildet werden; die Eizelle hat die dickste Membran. Außerdem ist noch ein Kern vorhanden, der sich später durch Teilung vermehrt und die Endospermbildung einleitet. Ob dies aber vor oder nach der Befruchtung geschieht, ja ob überhaupt eine Befruchtung eintritt, ist durchaus zweifelhaft. Manche Anzeichen scheinen mir darauf hinzudeuten, daß die Pollenschläuche (welche durch die Chalaza eindringen, Casuarina war das erste bekannte Beispiel von Chalazogamie) hier zwar die Weiterentwicklung der Makrosporen anregen, nicht aber eine Befruchtung ausführen, daß also mit anderen Worten Casuarina eine parthenogenetische Samenentwicklung hat. Die Gründe für meine Vermutung sind folgende: 1) die Eizelle hat schon vor der „Befruchtung" eine ziemlich dicke Cellulosemembran; diese könnte allerdings irgendwie erweicht resp. aufgelöst werden, aber 2) der Pollenschlauch erreicht hier den Sexualapparat überhaupt nicht, sondern legt sich an einer von demselben entfernten Stelle des Embryosackes an; 3) das Fehlen einer Verschmelzung zweier Polkerne. Dies ist allerdings nur eine Vermutung, aber,

---

[1]) M. Treub, Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. Ann. du jard. botanique de Buitenzorg, Vol. X, p. 145 ff. (Es soll dabei vorgreifend auch die Keimung der Makrospore besprochen werden, auf das normale Verhalten wird unten zurückzukommen sein.)

wie mir scheint, keine unberechtigte. Die Untersuchung der „Befruchtung“ ist hier mit großen technischen Schwierigkeiten verknüpft, deren Überwindung erst die definitive Entscheidung herbeiführen kann.

Ich habe im Obigen Casuarina vom „biologischen“, nicht vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachtet. Ich sehe in ihr eine Pflanze, die

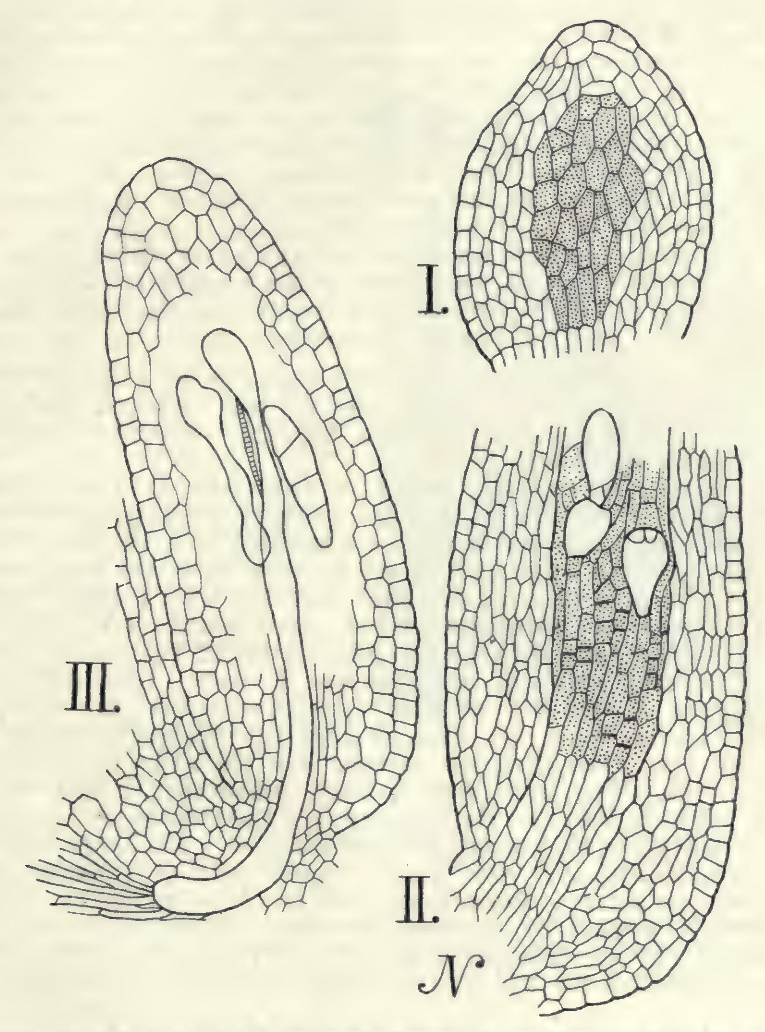


Fig. 530. (Nach TREUB.) *I* Makrosporangienlängsschnitt von Casuarina Rumphii, sporogenes Gewebe punktiert (100mal vergr.). *II* Teil eines Längsschnittes durch einen älteren Nucellus von C. tuberosa, drei Makrosporen im sporogenen Gewebe sichtbar. *III* Älteres Stadium bei C. glauca, eine Makrospore zum Haustorium ausgewachsen, eine Tracheide im sporogenen Gewebe sichtbar.

interessante Einrichtungen zur Ernährung der Makrospore zeigt, die bei anderen Angiospermen nicht in dieser Vollendung bekannt sind. Aber ich kann wenig „Primitives“ in ihrem Verhalten sehen, abgesehen etwa von dem Vorhandensein eines umfangreichen, sporogenen Zellgewebes, welches

aber in verschiedenen anderen Verwandtschaftskreisen der Angiospermen sich in ähnlicher Weise findet. Speciell die Vorgänge im Innern der Makrospore scheinen mir eher für eine Reduktion zu sprechen. Es scheint, daß sich hier der Kern teilt in zwei, den Endospermkern und den, der den Eiapparat und die beiden ihn begleitenden Zellen liefert, alles andere ist zunächst unsicher[1]), und wir werden uns hüten müssen, von dem berechtigten Wunsche her, ein „missing link" mit den Gymnospermen zu finden, ausgehend, eine Deutung der bis jetzt vorliegenden Thatsachen auszusprechen, die über das sicher Festgestellte hinausgeht. Auch wird die Gesamtökonomie der Pflanze zu berücksichtigen sein, die vielleicht darüber Auskunft giebt, warum Reservestoffe hier zunächst teils im sporogenen Zellkomplex, teils im Funiculus abgelagert und dann später, wie es scheint, ziemlich rasch von den makrosporialen Haustorien aufgebraucht werden. Das oben kurz geschilderte Verhalten von Alchemilla zeigt übrigens im Nucellus bedeutende Anklänge an das von Casuarina.

Die meisten Angiospermen haben ein sporogenes Gewebe, das viel weniger stark entwickelt ist, als bei den soeben besprochenen Pflanzen, und oft nur aus einer Zelle besteht. Das Endresultat: die Entstehung von (gewöhnlich nur) einer Makrospore, ist dasselbe.

Die Vorgänge in der keimenden Makrospore selbst sind nicht überall ganz dieselben, aber sie gruppieren sich um ein Verhalten, das wir als das häufigste und typische betrachten können; es wurde zuerst von STRASBURGER aufgeklärt.

Der junge Embryosack besitzt einen Zellkern (den primären Embryosackkern), dieser teilt sich bei weiterem Wachstum; die beiden so entstandenen Kerne wandern in die beiden Enden des Embryosacks und teilen sich dort wiederholt, so daß in jedem Ende des Embryosackes nun also vier Zellkerne liegen. Zwei derselben (die Polkerne) rücken gegen die Mitte des Embryosacks und verschmelzen dort früher oder später miteinander zum sekundären Embryosackkern, um die drei anderen findet Zellbildung statt, so daß nun also an jedem Ende drei nackte Zellen liegen, die am Mikropylekanal gelegenen stellen den Eiapparat, die am anderen Ende des Embryosackes die Gegenfüßlerzellen oder Antipoden dar. Dies Verhalten schließt sich am nächsten an das der Gnetaceen an. Wir sahen dort, daß die Befruchtung in ein Stadium verlegt wird, in welchem die Keimung der Makrospore noch nicht bis zur Bildung eines Zellgewebes fortgeschritten ist; die Zellen sind hier einander noch alle „potentiell" gleich, obwohl mehr oder minder ausgesprochen eine polare Differenzierung (wie sie ja schon durch die Lage zur Mikropyle gegeben ist) in einen oberen generativen und einem unteren vegetativen Teil der Makrospore hervortritt. Das letztere ist auch bei den Angiospermen der Fall[2]). Den „Antipoden" kommt, wenigstens in

[1]) Es ist also unbegründet, wenn ENGLER bei seinem Referat über TREUB's Untersuchungen angiebt (ENGLER-PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien, Nachträge, p. 113), es entstehe vor der Befruchtung ein aus zwanzig und mehr Zellkernen bestehendes, rudimentäres Prothallium. TREUB hat diese Auffassung nur als mögliche, eventuell wahrscheinliche hingestellt; da wir aber nicht wissen, ob und wann eine Befruchtung erfolgt, so ist darüber auch nichts Sicheres auszusagen.

[2]) Ich betrachte also den ganzen Inhalt der Makrospore als ein wenig differenziertes Prothallium, mit einem generativen und einem vegetativen Teile, die Verschmelzung der beiden „Polkerne" als einen rein vegetativen Vorgang, der dazu in Beziehung steht, daß die Endospermbildung, von einem (hier durch Verschmelzung mit einem anderen verstärkten) Kerne ausgehend, erst durch den Befruchtungsakt ausgelöst werden soll. Ob man das Endosperm der Angiospermen dem der Gymnospermen gegenüber als eine „Neubildung" oder es als eine infolge der Befruchtung erfolgende Weiterentwicklung des schon vor der Befruchtung

manchen Fällen, wie zuerst WESTERMAIER[1]) hervorgehoben hat, sicher eine Bedeutung für die Ernährung der Makrospore zu, die wir uns wohl ähnlich vorstellen können, wie die der unten anzuführenden Epithelschicht, d. h. sie sondern wahrscheinlich Enzyme aus, welche die Auflösung des Nucellargewebes vermitteln, und sind bei der Überführung der Baumaterialien in den Embryosack beteiligt. Diese Rolle werden wir ihnen namentlich da zuschreiben dürfen, wo sie verhältnismäßig lange Zeit erhalten bleiben und bedeutende Größe erreichen, wie z. B. bei Asarum, manchen Helleboreen u. a. (Fig. 531), während sie in anderen Fällen ihre Funktion verloren haben und frühzeitig zu Grunde gehen. Der Eiapparat besteht aus der Eizelle und den zwei „Synergiden". Ihre funktionelle Bedeutung ist unbekannt, die wahrscheinlichste Vermutung darüber die, daß sie (vielleicht durch Aussonderung von löslichen Substanzen) den Pollenschlauch bestimmen, auf die Eizelle zuzuwachsen. Gelegentlich können auch die Synergiden und sogar die Antipoden[2]) zur Embryobildung gelangen, eine Thatsache, die uns um so weniger überraschen kann, als wir durch TREUB's Untersuchungen wissen, daß bei Balanophora der Embryo aus einer Endospermzelle entsteht, und daß in den Pflanzen, welche durch Polyembryonie ausgezeichnet sind (Citrus, Mangifera indica, Clusia alba, Opuntia Ficus indica, Funkia coerulea) die Adventivembryonen (wie STRASBURGER gezeigt hat) aus dem Nucellargewebe hervorgehen, ein Fall, welchen wir mit der oben erwähnten Erscheinung der Aposporie bei einigen Pteridophyten vergleichen können.



Fig. 531. (Nach DODEL.) Aconitum Napellus. *1* Embryosack kurz vor der Bestäubung. *2* Embryosack mit riesigen Antipoden zur Zeit der freien Endospermkernbildung. *3* Antipoden von oben. *4* ein Synergiden und ein Eiembryo.

bei den Angiospermen vorhandenen Prothalliums bezeichnen will, scheint mir von keiner wesentlichen Bedeutung. Nach der im Texte über den Entwicklungsgang der Samenpflanzen auseinandergesetzten Anschauung halte ich aber die letztere Bezeichnungsweise für die richtigere. Oder mit anderen Worten, das Endosperm der Angiospermen ist dasselbe wie das der Gymnospermen, nur entwickelt es sich eben erst infolge des durch die Befruchtung gegebenen Anstoßes, während dies Stadium der Makrosporenentwicklung bei den Coniferen schon durch die Bestäubung ausgelöst wird.

[1]) Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sog. Antipoden (Nova acta Acad. Leop.-Carol. 1890, ferner Ber. der deutsch. bot. Gesellsch., 16. Bd., p. 215.

[2]) Man vgl. die Zusammenstellung und Litteraturangaben bei A. ERNST, Beitr. zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) bei Tulipa Gesneriana L., Flora, 88. Bd., 1901.

Die Fälle hier aufzuzählen, in denen man andere, als die oben kurz geschilderte „normalen" Verhältnisse in der Makrospore beobachtet hat, würde kaum von Interesse sein. Denn so viel bis jetzt erkennbar ist, kommt ihnen keine Bedeutung zu, die etwa zu phylogenetischen Schlußfolgerungen berechtigen oder uns eine tiefere Einsicht in die bei der Keimung der Makrospore stattfindenden Vorgänge geben würde. So ist z. B. die Zahl der Kerne, die durch Teilung des Makrosporenkerns entstehen, 16 bei Peperomia [1]), es wird aber im reifen Embryosack ein dem normalen Verhalten sich annäherndes dadurch hergestellt, daß eine größere Anzahl dieser Kerne (gewöhnlich acht) zum sekundären Embryosackkern verschmelzen.

Ähnliche Schwankungen finden sich auch sonst. Die Zahl der Antipoden ist eine größere als drei bei mehreren Monokotylen (z. B. Zea Mais) und Dikotylen (z. B. Stackhousia, vgl. BILLINGS a. a. O.), bei Sparganium und Lysichiton [2]) werden sie durch die Befruchtung zur Weiterentwicklung und Vermehrung angeregt, es finden sich bis zu 150, und sie erhalten sich noch lange. Biologisch dürfte dieser Vorgang kaum verschieden sein, von der bei anderen Pflanzen nach der Befruchtung eintretenden starken Vergrößerung der Antipoden, in beiden Fällen werden sie, wie oben erwähnt, eine ähnliche Funktion haben, wie sie sonst dem „Epithel" zukommt.

Die Einrichtungen, welche beim heranreifenden Samen die Ernährung der Makrospore und des in ihr enthaltenen Endosperms (und Embryos) ermöglichen, sind recht verschieden, erst in neuerer Zeit hat man begonnen näher darauf zu achten. Auch hier seien nur wenige Beispiele angeführt.

Der einfachste Fall ist der, daß die Makrospore sich vergrößert, und ohne Zuhilfenahme besonderer Strukturverhältnisse (von den Antipoden abgesehen) allmählich die umliegenden Zellen aufzehrt und verdrängt, so ist es namentlich bei vielen Monokotylen, aber auch nicht wenigen Dikotylen. In einer Anzahl von Fällen besitzt die Samenanlage eine durch ihren Plasmareichtum (offenbar auch durch ihre sonstige Inhaltsbeschaffenheit) und ihr ganzes Verhalten ausgezeichnete Zellschicht, die wir als „Epithel" bezeichnen wollen [3]). Ihre Bedeutung kann bis

---

[1]) Vgl. JOHNSON, On the endosperm and embryo of Peperomia pellucida, Botan. Gazette, Vol. XXX (1900); D. CAMPBELL, The embryosac of Peperomia, Annals of botany, Vol. XV (1901).

[2]) D. CAMPBELL, Notes on the structure of the embryosac in Sparganium and Lysichiton. Bot. Gaz., Vol. XXVII (1899), p. 153.

[3]) Vielfach auch als „Tapete" bezeichnet, ein Ausdruck, den man in rein funktionellem Sinn gewiß verwenden könnte. Ich habe früher (Vergl. Entwicklungsgesch., p. 407) darauf hingewiesen und auch oben (p. 769) betont, daß die Bezeichnung „Tapete" eine funktionelle, nicht eine formal entwicklungsgeschichtliche sei, und daß es deshalb unberechtigt erscheine, die von dem Archespor abgetrennten sterilen Zellen (die ich als Schichtzellen bezeichnete), weil sie der Wandung des Makrosporangiums hinzugefügt werden, als Tapetenzellen zu nennen. Ferner wurde a. a. O. auf das Vorhandensein einer „Tapete" und die epithelähnliche Ausbildung derselben in den Samenanlagen hingewiesen, womit auch die ernährungsphysiologische Bedeutung derselben angedeutet war. Diese Auffassung fand zunächst keine Berücksichtigung, ist aber durch spätere Untersuchungen bestätigt und näher begründet worden. M. GOLDFUSS hat auch, meinen Ausdruck acceptierend, die tapetenähnliche Verdauungsschicht als „assise epithéliale" bezeichnet. Die Bezeichnung „Tapete" könnte hier insofern zu Mißverständnissen führen, als sie in einem anderen Sinne als sonst angewandt werden müßte. Das Epithel der Samenanlagen ist *morphologisch* ein anderes, als die Tapete der Sporangien. Bei letzteren fällt ihre Thätigkeit in die Zeit *vor* der vollständigen Ausbildung der Sporen, beim Epithel der Samenanlagen in die der Sporenkeimung, und da wir bei manchen Samenanlagen auch bei der Makrosporenentwicklung ähnlich wie bei den Makrosporangien von Isoëtes von Tapetenzellen (in der Umgebung der Makrosporen) sprechen können, so käme man, wenn man auch das Epithel „Tapete" nennt (wie dies auch in den

jetzt nur aus äußerlichen Betrachtungen erschlossen werden, die darauf hinweisen, daß sie die Aufgabe hat, gewissermaßen das zur Ernährung der wachsenden Makrospore dienende Gewebe einzuschmelzen und die Baustoffe in die Makrospore überzuführen, darauf deutet (außer der oben erwähnten Inhaltsbeschaffenheit) namentlich hier die lange Dauer dieser Schicht (bei Linum ist sie noch im reifen Samen vorhanden, bei anderen bleibt sie wenigstens länger als andere Schichten erhalten) und die Thatsache, daß dort, wo der Embryosack Haustorien bildet, an den haustorienbildenden Teilen die Tapete fehlt. Wo sie vorhanden ist, gehört sie wohl meist dem inneren Integument an (bei Drosera z. B., wie es scheint, dem Nucellus), resp. bildet die innerste Schicht des einzigen Integuments bei vielen Sympetalen. Nachgewiesen ist eine Tapete sowohl bei Choripetalen, z. B. den Geraniaceen, als bei vielen Sympetalen, indes ist sie selbst innerhalb einer Familie (nach der üblichen Umgrenzung) nicht überall vorhanden, sie fehlt bei den Gentianaarten, findet sich aber

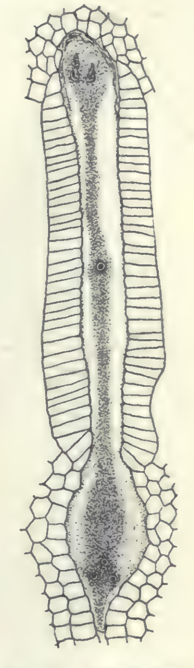


Fig. 533. Längsschnitt durch die Makrospore von Myoporum serratum, sie ist von einem Epithel umgeben, mit Ausnahme der oberen (Antipoden-) und der unteren (Eiapparat-) Region, wo später Haustorien gebildet werden. (Nach BILLINGS.)

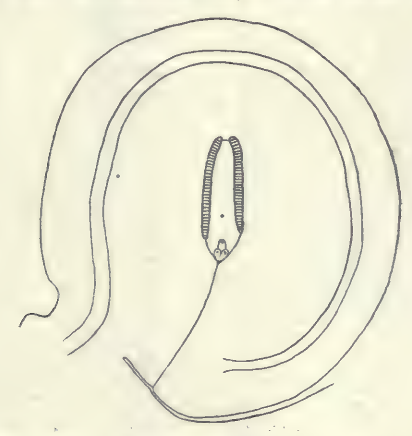


Fig. 532. Längsschnitt durch eine Samenanlage von Menyanthes trifoliata (nach BILLINGS). Es ist ein dickes Integument vorhanden, in welchem ein Leitbündel bis nahe zu der nach unten gerichteten Mikropyle. Der Embryosack füllt den Nucellus aus, er ist umgeben von dem Epithel.

bei Menyanthes, welche gewöhnlich als zu den Gentianeen gehörig betrachtet wird (Fig. 532). Das Vorhandensein einer „Tapete“ kann kombiniert auftreten mit dem von Haustorien. Diese finden sich in mannigfacher Gestalt. Sie durchwuchern in den meisten Fällen nur das Gewebe des Nucellus oder des Integuments, in extremen Fällen treten sie sogar außerhalb der Mikropyle auf; von dem übrigen Teile des Embryosackes unterscheiden sie sich gewöhnlich dadurch, daß sie nicht in den bleiben-

---

Arbeiten meiner Schüler über Anpassungserscheinungen bei der Samenentwicklung geschehen ist), vgl. BALICKA IWANOWNA, Flora, 86. Bd.; MERZ, Ibid., 84. Bd., LANG, 88. Bd., BILLINGS, 88. Bd.), zu einer doppelten Nomenklatur, die wohl besser vermieden wird.

den Aufbau des Samens miteinbezogen werden, wenigstens nicht oder nur vorübergehend mit Endosperm sich füllen.

Es mag genügen, einige wenige Beispiele anzuführen.

Bei einigen Pflanzen vergrößert sich die Makrospore bedeutend nach der Befruchtung, es wird aber nur ein Teil derselben mit Endosperm gefüllt, der übrige dient als Haustorium und wird später abgetrennt. So z. B. bei Linum [1]); bei Torenia wächst der apikale Teil des Embryosackes schon vor der Befruchtung als Haustorium aus der Mikropyle hervor. Torenia gehört zu den Sympetalen, und bei diesen ist die Haustoriumbildung weit verbreitet [2]), hier sollen nur einige besonders auffallende Erscheinungen angeführt werden.

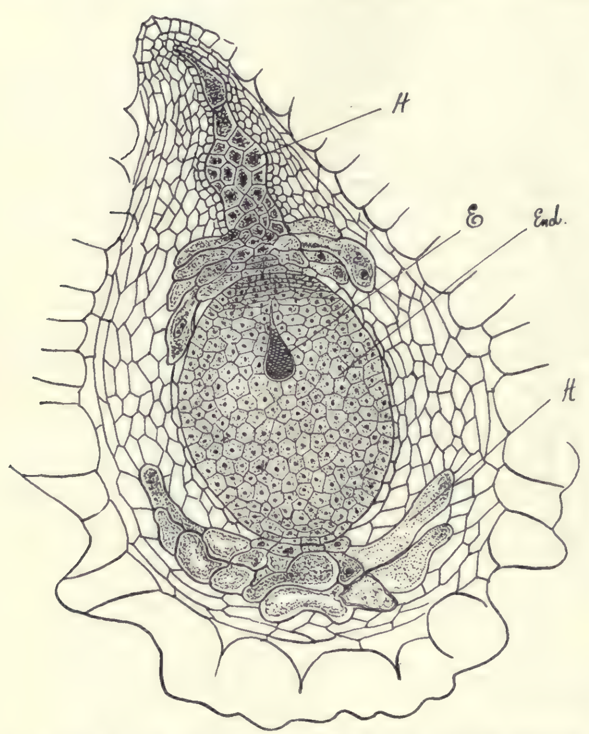


Fig. 534. Byblis gigantea. Junger Samen im Längsschnitt. In der Mitte der Embryo (*E*) dem Endosperm (*End.*) eingebettet. An beiden Enden Haustorien (*H*), welche pilzhyphenartige Wucherungen zeigen. (Nach LANG.)

Fig. 534 zeigt einen Längsschnitt durch einen jungen Samen von Byblis gigantea. Nur der mittlere Teil des „Embryosackes" ist hier mit Endosperm gefüllt, in welchem der junge Embryo liegt. Sowohl der gegen die (hier nach oben gerichtete) Mikropyle gekehrte, als der an die „Chalaza" grenzende Teil des Embryosackes sind zur Bildung von Haustorien verwendet. Diese sind zwar auch mit Zellgewebe gefüllt, stellen aber nur vorübergehend funktionierende Organe dar. Wir sehen, wie diese Haustorien eine mächtige Oberflächenvergrößerung erfahren durch Auswüchse, die wie ein Pilzmycel im Gewebe des dicken Integumentes wuchern [3]); später werden der obere und untere Teil des Embryosackes durch tafelförmige Endospermzellen mit verkorkten Wänden von dem bleibenden Teile des Endosperms abgetrennt.

---

[1]) Vgl. BILLINGS a. a. O. und die dort angeführten Arbeiten HEGELMAIER's u. a.

[2]) Vgl. BALICKA IWANOWNA a. a. O., BILLINGS a. a. O.

[3]) Bei Pflanzen finden wir vielfach die Erscheinung des Autoparasitismus, d. h. die Erscheinung, daß ein Organ auf Kosten anderer (derselben Pflanze) lebt, bei der Samen- und Fruchtentwicklung tritt dies besonders auffallend hervor. Diesen Autoparasitismus als irgendwie wesentlich verschieden von dem Alloparasitismus (wobei ein fremder Organismus als Wirt benutzt wird) betrachten zu wollen, scheint mir ganz irrtümlich.

Noch mächtiger entwickelt sind z. B. die Haustorien bei Globularia (Fig. 535), wo sie sogar aus der Mikropyle herauswachsen. Merkwürdig ist auch das Verhalten von Utricularia und Polypompholyx. Hier finden wir die (auch sonst, wenngleich meist weniger ausgesprochen, wahrnehmbare) Erscheinung, daß für die Haustorien schon vor ihrem Auftreten Nährstoffe abgelagert sind, die von ihnen dann später aufgesucht und verzehrt werden. Diese Ablagerungsstellen können wir als Nährgewebe bezeichnen. Es befindet sich bei den genannten Pflanzen an zwei Stellen, einer inneren (resp. oberen) in der Chalazaregion (Fig. 535, 536) und einer äußeren.

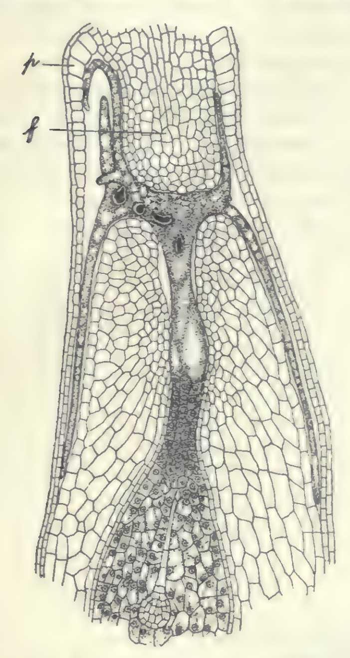


Fig. 535. Globularia cordifolia, Teil eines Längsschnittes durch einen jungen Samen. Aus der Mikropyle ist ein Haustorium herausgewachsen, das sich in lange Schläuche verzweigt, die sich teils dem Funiculus (*f*), teils der Fruchtknotenwand (*p*) anlegen. (Nach BILLINGS.)

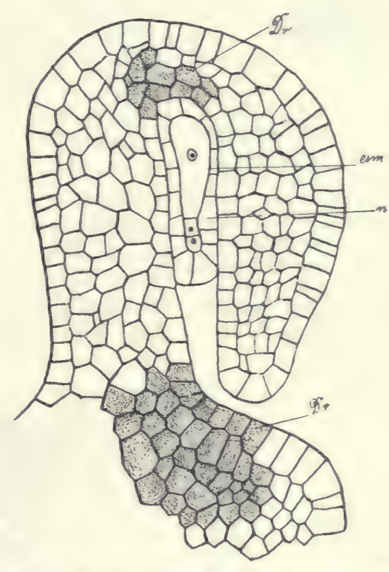


Fig. 536. Längsschnitt durch eine Samenanlage von Utricularia inflata (500-fach vergr.). Nach MERZ. *Dr* Nährgewebe, *n* Nucellus, *esm* Makrosporenmutterzelle.

Letztere gehört bei Polypompholyx deutlich dem Funiculus an, bei Utricularia findet sie sich an der Stelle, wo der Funiculus in die Placenta übergeht, nach dem Verhalten von Polyp. wird man geneigt sein, auch hier das Nährgewebe dem Funiculus zuzurechnen. Die Makrospore treibt an beiden Enden ein Haustorium, das untere wächst aus der Mikropyle heraus und in das äußere Nährgewebe hinein, das obere verdrängt das obere Nährgewebe. Beide Haustorien ähnlich werden, wie dies bei Byblis erwähnt wurde, später von dem mittleren, Endosperm führenden Teile des Embryosackes abgegrenzt. Im Grunde liegen, wie auch aus der obigen Darstellung hervorgeht, bei den beiden letztgenannten Pflanzen nur besonders specialisierte Fälle für das allgemeine Verhalten vor, daß in der Samenanlage (oder auch außerhalb derselben) Stoffe aufgespeichert sind, welche von der sich weiterentwickelnden Makrospore aufgezehrt werden.

Ganz analoge Verhältnisse kehren bei der Entwicklung des Embryo wieder. Betreffs der Entwicklung der befruchteten Eizelle möchte ich auf

die in meiner „Vergl. Entwicklungsgeschichte“ gegebene und auf Areschoug's Darstellung [1]) verweisen, denn etwas prinzipiell Neues ist meines Wissens nicht dazu gekommen. Es sei deshalb nur auf die folgenden Punkte kurz hingewiesen.

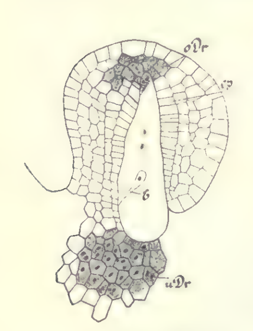


Fig. 537. Utricularia stellaris, Längsschnitt durch die Samenanlage. *oDr* oberes, *uDr* unteres Nährgewebe für den Embryosack. Letzterer hat den Nucellus ganz verdrängt und ist aus der Mikropyle herausgewachsen, *E* junger Embryo. Nach Merz.

1) Die befruchtete Eizelle gestaltet sich meist nicht in toto zum Embryo, sondern entwickelt denselben aus dem oberen Teil der Embryoanlage (des „Vorkeims oder Proembryos“), während der untere sich zum Embryoträger gestaltet.

2) Die Funktion des letzteren ist, wie a. a. O. hervorgehoben (p. 172), eine doppelte: einmal findet vorzugsweise hier die Aufnahme von Nährmaterial statt, und wir sehen im Zusammenhang damit oft eine bedeutende Oberflächenvergrößerung eintreten, bei manchen Pflanzen auch Haustorienauswüchse auftreten (Stellaten, Ribesiaceen, Orchideen). Die zweite Aufgabe der Embryoträger ist, den Embryo in die für seine Ernährung, namentlich auch während der Keimung, günstige Lage zu bringen. So ist es schon bei Lycopodiumarten und Selaginella, in besonders auffallender Weise auch bei den meisten Gymnospermen. Wo der Embryoträger als Haustorium dient, treten bei manchen Pflanzen ganz ähnliche Verhältnisse ein, wie wir sie oben für die Makrosporenhaustorien kennen gelernt haben. Namentlich haben hierfür die Untersuchungen Treub's an

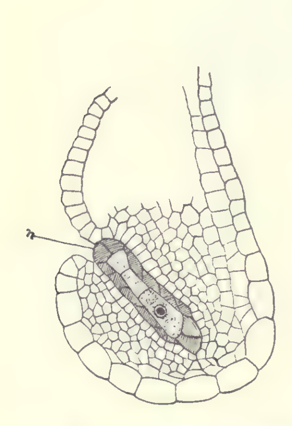


Fig. 538. Längsschnitt durch eine junge Samenanlage von Polypompholyx multifida (nach Lang). Der Nucellus (*n*) besteht nur aus einer axilen Zellreihe (deren unterste Zelle die Makrosporenmutterzelle ist). Die äußere Zellschicht ist schraffiert.

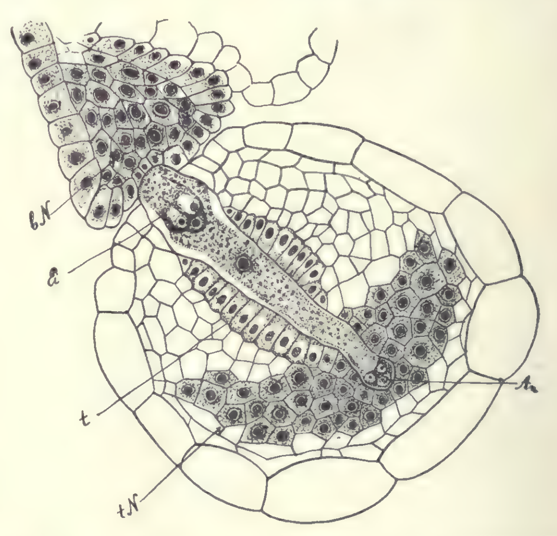


Fig. 539. Polypompholyx multifida. Ältere Samenanlage im Längsschnitt. Die Mikropyle (aus welcher die Makrospore schon herausgewachsen ist) schief nach oben gekehrt. *Ei* Eiapparat, *An* Antipoden, *tN* oberes, *bN* unteres Nährgewebe, *t* Epithel. (Nach Lang.)

[1]) Areschoug, Om de phanerogames embryo nutrition. Lunds Universitets Årsskrift, Bd. XXX, 1894.

Orchideen (worüber a. a. O. Näheres berichtet ist) eine Anzahl merkwürdiger Beispiele kennen gelehrt. Auch der von den Autoren mit unermüdlichem Eifer stets aufs neue geschilderte Fall von Tropaeolum gehört in dieselbe Kategorie. Wenn man sich bei diesen und ähnlichen Fällen zur „Erklärung“ mit der Bezeichnung beruhigen will, das „Bedürfnis wirke als Reiz“, so ist damit nicht viel mehr gewonnen, als eine Umschreibung der Thatsache, daß diese Erscheinung eine uns zweckmäßig erscheinende ist.

Die Vorgänge, welche zur Bildung der Samenschale und ihrer Anhangsgebilde führen, ebenso das Auftreten von „Arillus“ und „Caruncula“, müssen hier unberücksichtigt bleiben, sie hängen enge zusammen mit der Verbreitung der Samen — ein Gegenstand, der einer neuen Darstellung derzeit kaum bedarf.

Verzeichnis der Abbildungen*).

*) Dieses Verzeichnis sowie das Register wurden bearbeitet durch Herrn Dr. H. Ross.

Register.

Druckfehlerberichtigung.

Seite 15: Anmerkung 1 lies Archegoniaten statt Archegainaten
„ 24: 3. Zeile von unten lies Achnanthes statt Achnantus
„ 30: 1. „ „ oben „ Phaeophyceen statt Phaephyceen
„ 39: Anmerkung 1 „ palustre statt lacustre
„ 62: 10. Zeile von unten lies vorläufige statt verläufige
„ 92: 3. „ „ „ „ Sel statt Sch
„ 93: 26. „ „ „ „ Staphylaea statt Staphylea
„ 97: 7. „ „ „ „ Strobilanthes statt Strobilanthus
„ 224: bei Fig. 128 lies Landblatt statt Bandblatt
„ 256: „ „ 155 „ Moerckia statt Mörkia
„ 394: „ „ 265 „ Malinverniana statt Malinoaniana
„ 399: 8. Zeile von unten lies daß statt das
„ 405: bei Fig. 271 lies schwach vergrößert statt vergrößert
„ 437: 9. Zeile von oben lies Protokorm statt Protokerne
„ 440: 13. „ „ unten „ Protokorm statt Protokerne
„ 445: 1. „ „ oben „ Schlauchbildung statt Schlauchwurzeln
„ 468: 25. „ „ „ „ usneoides statt muscoides
„ 523: 5. „ „ unten fehlt das Citat: Bot. Zeitg. 1880 und Vergl. Entwicklungsgeschichte.
„ 526: 6. „ „ „ „ Fig. 46 statt Fig. 50
„ 528: bei Fig. 342 lies Uebergang statt Uebergewicht
„ 528: 1. Zeile von unten lies Asp. comorensis statt plumosus
„ 529: bei Fig. 343 lies Asp. comorensis statt plumosus
„ 532: „ „ 346 „ fehlt d vor Auswuchs
„ 543: 11. Zeile von unten lies blattbürtigen statt blattbärtigen
„ 553: bei Fig. 363 lies Stipulae statt Stipula
„ 558: „ „ 367 „ Sproßgipfel statt Sproßzipfel
„ 559: „ » 368 „ adscendens „ ascendens
„ 560: 9. Zeile von unten lies Rubiaceen statt Labiaten
„ 570: bei Fig. 381 lies 380 B statt 381
„ 572: 9. Zeile von oben lies vor statt von
„ 588: 2. „ „ unten „ feuilles statt familles
„ 589: bei Fig. 390 lies Leucadendron statt Leucodendron
„ 598: 13. Zeile von oben lies Kotyledon statt Kotyledo
„ 602: 4. „ „ „ „ cl stat ch
„ 606: 18. „ „ „ „ Asp. comorensis statt plumosus
„ 611: Anmerkung 1 lies Punkt vor Vegetationspunkt muß fortfallen
„ 613: 5. Zeile von oben lies Keimpflanze statt Keimflanze
„ 641: 4. „ „ „ „ Limnanthemum statt Limnamenthemum
„ 646: bei Fig. 432 lies Tiefenlage statt Tiefenanlage
„ 736: 3. Zeile von oben lies Hülse statt Schote
„ 575: bei Fig. 499 lies befeuchtet statt befruchtet.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2261